

# 海洋生物学

相建海 主 编

生 ■ 命 ■ 科 ■ 学 ■ 专 ■ 论

486



科学出版社

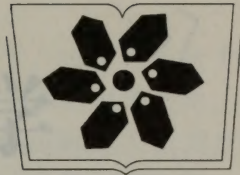
[www.sciencep.com](http://www.sciencep.com)





58.4436

# 海洋生物学



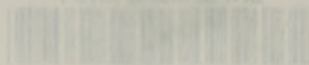
中国科学院科学出版基金资助出版

相建海 主编

科学出版社

北京

中国科学院图书馆



90003970



58.4486

387

# 海洋生物学

相建海 主编

出版 科学出版社

地址：北京海淀区中关村大街25号

电话：(010) 64015000

http://www.sciencep.com

邮编：100080

发行：科学出版社发行部

科学出版社

定价：38.00元

北京

中科院植物所图书馆



S0003970



## 内 容 简 介

海洋生物学是海洋科学中一门重要的基础学科。本书共分七章,对海洋生物学涉及的生物和生物过程、环境以及相关技术进行论述。第一章海洋生物学概述,讨论了海洋中生命的形成与进化,海洋生物学的概念以及研究的原则与方法;第二章海洋生物学起源与发展,论述了世界和中国海洋生物学研究的历史;第三章海洋生物多样性,主要描述了海洋微生物,植物,无脊椎、脊椎动物和深海热液喷口附近生物以及海洋生物多样性的保护等方面的内容;第四章海洋生态,介绍了包括海洋环境、海洋中生物的分布(浮游生物、游泳生物、底栖生物、深海生物)、生物生产力与能量转换、海洋中若干关键生物生态过程;第五章实验海洋生物学与生物技术,就当今海洋生物技术发展的各个方向进行了阐述;第六章人类活动对海洋生物的影响与作用,叙述了人类活动对海洋生物资源的影响以及与海洋环境健康之间的关系;第七章展望了新世纪的海洋生物学发展趋势。

本书是国内编著的第一部海洋生物学专著,系统地描述了海洋生物学各个分支领域的研究概况和最新进展。可供高等院校、科研院所以及从事海洋生物学工作的师生、学者参考使用。

### 图书在版编目(CIP)数据

海洋生物学/相建海主编,一北京:科学出版社,2003.1  
ISBN 7-03-010512-5

I. 海… II. 相… III. 海洋生物学 IV. Q178.53

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 042532 号

责任编辑:姜朋逊 霍春雁 李 锋/责任校对:钟 洋  
责任印制:刘士平/封面设计:北新华文

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新蕾印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

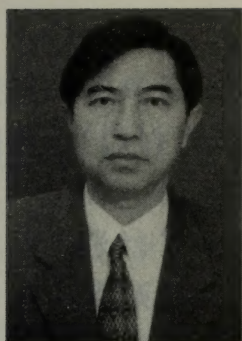
2003年1月第 一 版 开本: B5 (720×1000)

2003年1月第一次印刷 印张: 19 1/2

印数: 1—2 000 字数: 373 000

定价: 39.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(环伟))



**相建海** 男, 1946 年 5 月出生, 1969 年毕业于南开大学, 1980~1982 年就学于西德康斯坦茨大学。现任中国科学院海洋研究所所长、中国科学院实验海洋生物学重点开放室主任, 博士生导师, 海洋生物学家。

在海洋生物学研究领域, 承担和完成了国家“六五”到“九五”的重大攻关项目, 科学院重大和重点项目、国家基金项目等 40 余项, 有论文、专著和报告近百篇, 申请专利三项, 获奖多次。是我国海洋生物技术领域的优秀学科带头人, 在海产动物的繁殖与遗传学研究中取得若干创新进展, 在海洋动物染色体和对虾多倍体诱导的研究成果得到国际公认, 首先在国内系统地开展了海洋动物生化遗传学的研究, 研究进展受到国际同行的重视。

担任国家攀登计划 B“海水增养殖生物优良种质和抗病力的基础研究”副主持人、国家“十五”863 高技术资源与环境领域专家委员会主任, 国家重点基础研究项目“海水重要养殖生物病害发生和抗病力的基础研究”首席科学家。共培养硕士、博士生 25 名, 博士后 4 名, 两次被科学院评为研究生优秀导师。1997 年被国家教委和人事部授予“全国优秀留学回国人员”、“山东省专业技术拔尖人才”称号; 2001 年被科协授予“全国先进科技工作者”称号。

张培军、王勇(第五章)

杨红生、董波(第六章第一节)

林荣根(第六章第二节)

相建海(第七章)







## 《海洋生物学》编委会

主编 相建海

编委 (以姓氏笔画为序)

孙 松 朱鑫华 宋金明 李新正 杨红生 杨纪明  
张培军 陆保仁 相建海 曾志刚 董 波 焦念志  
窦硕增

### 编写人员 (以编写章节先后为序)

相建海(第一章,第二章第一节)	徐鸿儒(第二章第二节)
林伟(第三章第一节)	陆保仁、丁兰平(第三章第二节)
李新正(第三章第三节)	杨纪明(第三章第四节)
曾志刚、李军(第三章第五节)	李新正(第三章第六节)
宋金明(第四章第一节)	孙松、朱鑫华、李新正、曾志刚(第四章第二节)
窦硕增(第四章第三节)	焦念志(第四章第四节)
张培军、王勇(第五章)	杨红生、董波(第六章第一节)
林荣根(第六章第二节)	相建海(第七章)

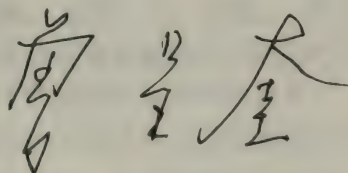




# 序

人类面临人口、资源、环境三大问题。海洋作为地球上尚未充分开发的重要疆域,越来越受到人们的重视。新中国成立后我国的海洋生物学研究得到长足发展,取得了举世瞩目的成就。对海洋生物资源的利用和开发,使我国海水养殖产量占全球海水养殖总量的46%,其中大型海藻、贝类和虾类养殖产量居世界第一。海水养殖业的发展,部分缓解了解决食品安全对陆地农业的压力,增加了劳动就业机会,扩大了出口创汇,促进了沿海地区经济的发展。然而,随着海水养殖业的迅速发展,基础理论研究严重滞后、扩大规模和投入的负面效应日趋显露。盲目的开发和过度利用生物资源导致海洋生态系统和海洋环境的破坏,渔业资源量严重下降,生物多样性受到破坏,养殖病害不断发生并日趋严重,造成了巨大的经济损失。如何合理高效地利用海洋生物资源,正确地掌握和发展海洋生物学知识是当前突出和亟待解决的问题。

相建海主编的这本《海洋生物学》正好适应了当前广大科研工作者和国家有关产业发展及生产单位的迫切的需要,及时而较全面地论述了海洋生物学涉及的生物多样性和生物过程,海洋生态和海洋环境以及当前发展的实验海洋生物学新技术。这是我国第一部关于海洋生物学的系统研究专著,是由一批工作在第一线的具有深厚理论基础和实践经验的以中青年海洋生物学家为主的团队完成的,其中包括了他们各自的研究成果和当今海洋生物学的最新进展和趋势。书中论述的部分内容反映了具有国际先进水平和重要理论价值及广泛应用前景的理论和研究成果。书中对世界海洋生物学主要内容进行较系统归纳和描述,也对我国海洋生物学研究各个领域进行了比较全面的总结,丰富了我国海洋生物学的知识。该书不但可以作为从事海洋科学研究的师生们的参考书,而且还有力地推动海洋生物学领域及应用技术的发展,还将对合理规划、高效利用我国海洋生物资源,发展海洋经济起到一定的指导作用。



2002年12月





# 前 言

浩瀚的海洋是生命的摇篮，占地球表面的 71%，面对人口爆炸、环境恶化、资源短缺三大危机，开发、利用和保护海洋已成为当今世界上一股强劲的潮流。围绕着海洋科学与技术发展的国际竞争比历史上任何时候都更加激烈。21 世纪是海洋的世纪，海洋逐渐成为人类第二生存空间，是人类未充分开发的最后一块疆土。谁拥有海洋就拥有未来。我国是世界上人口最多的国家，也是海洋大国。管辖的海域达 300 万平方公里，拥有大陆岸线 18 000 多公里，以及面积在 500 平方米以上的海岛 5000 多个，海域海洋生物物种繁多，已鉴定的达 20 278 种。丰富的海洋生物资源对 21 世纪中国的经济发展和社会进步具有战略意义。

近年来，向海洋要食物、要蛋白、要药物，对海洋生物资源进行综合利用、保护和持续开发已成为我国生存和发展的重要出路。而这些实践必须依赖于高新技术的研究和应用，必须加强海洋生物学的基础研究。我国海洋生物学的研究起步较晚，虽然在渔场调查、海洋水产养殖和栽培，以及实验生物学和海洋生物学的研究等方面取得了许多较高水平的成果，但仍远远不能满足国家的重大战略需求；和国际同领域的前沿研究相比还有相当差距，就是现有的一些资料和研究成果也比较零散，缺乏系统性的总结。迄今为止，国内还没有一本对我国海洋生物学各个分支领域的研究概况和最新进展进行论述的专著。针对现状，我们邀请了目前国内从事海洋生物学科科研和教学的学科带头人，根据各自的专业特长，结合自己工作成果，编写了这本《海洋生物学》。该书较全面地对当前海洋生物学发展涉及的生物和生物过程，环境以及相关技术，海洋生物技术以及人类和海洋生物之间的关系等各个方面进行了论述，并对新世纪海洋生物学发展趋势进行了展望。

参加本书编写的人员有中国科学院海洋研究所徐鸿儒、林伟、陆保仁、丁兰平、李新正、杨纪明、曾志刚、李军、宋金明、孙松、朱鑫华、窦硕增、焦念志、张培军、王勇、杨红生、董波、林荣根和我本人。上述各位作者为此付出了辛勤劳动。全书由周海欧、董波两位同志进行了编辑，由本人统一定稿。《海洋生物学》在出版过程中得到了中国科学院科学出版基金委员会难能可贵的及时资助，在此我们深表感谢。另外，在编写过程中得到了我国海洋生物学的泰斗——德高望重的曾呈奎院士的指导，还得到中国老教授协会海洋学分会的孙斌教授和中国科学院海洋研究所杨纪明教授的大力协助和热心关注，在此对他们表示衷心的感谢。由于业务水平和条件的限制，特别是我们面临着日新月异的科技时代，新理论、新发展和新成果不断涌现，使人应接不暇，书中难免存在不少缺点和错

误，为了我国海洋生物学的发展和进一步提高，我们诚恳希望读者提出批评和意见，多多指正。

相建海

2002年12月于青岛



# 目 录

第一章 海洋生物学概述.....	(1)
第一节 海洋生物学的概念.....	(1)
第二节 海洋中生命的形成与进化.....	(1)
第三节 海洋生物学研究的原则与方法.....	(3)
第二章 海洋生物学起源与发展.....	(5)
第一节 世界海洋生物学起源与发展.....	(5)
第二节 中国海洋生物学发展史.....	(6)
第三章 海洋生物多样性 .....	(13)
第一节 海洋微生物 .....	(13)
第二节 海洋植物 .....	(35)
第三节 海洋无脊椎动物 .....	(63)
第四节 海洋脊椎动物 .....	(94)
第五节 深海热液喷口附近生物.....	(104)
第六节 海洋生物多样性及其保护.....	(114)
第四章 海洋生态.....	(131)
第一节 海洋生命的理化环境：流体介质中的生命.....	(131)
第二节 海洋中生物的分布.....	(147)
第三节 生物生产力与能量转换.....	(205)
第四节 海洋若干个关键生物生态过程.....	(216)
第五章 实验海洋生物学与海洋生物技术.....	(235)
第一节 实验海洋生态学.....	(235)
第二节 发育与进化.....	(238)
第三节 遗传学.....	(243)
第四节 比较生理学.....	(248)
第五节 比较生物化学.....	(251)
第六节 海洋生物基因工程.....	(252)
第七节 海洋生物细胞工程.....	(256)
第八节 海洋生物化学工程.....	(260)
第九节 海洋微生物技术.....	(261)
第十节 海洋生物活性物质与海洋药物.....	(262)
第十一节 海洋生物材料.....	(262)

第十二节 海洋动物疾病的诊断与防治..... (264)

第六章 人类活动对海洋生物的影响和作用..... (268)

第一节 海洋生物资源的合理开发与持续利用..... (268)

第二节 人类活动与海洋环境健康..... (274)

第七章 新世纪的海洋生物学发展趋势..... (287)



# 第一章 海洋生物学概述

## 第一节 海洋生物学的概念

天高任鸟飞,海阔凭鱼跃。浩瀚的蓝色海洋一直被人们认为是以鱼类作为代表的海洋生物自由生存的乐土。古代人类以大海作为“营渔盐之利,行舟楫之便”的场所,海洋生物与人类早已结下了不解之缘。

世界海洋总面积超过  $3.6 \times 10^8 \text{ km}^2$ , 占地球表面积的 71%。生物门类中的 88% 生活在海洋。据估计,海洋在不影响生态平衡的情况下,每年可向人类提供  $3 \times 10^9$  吨鱼虾贝藻等海洋食物,能满足  $3 \times 10^{10}$  人的蛋白质需要。目前世界开发的渔业资源,海洋捕捞大约  $8 \times 10^7$  吨,海水养殖大约  $1.5 \times 10^7$  吨,可挖掘的潜力相当大。更何况海洋生物作为保健、药物和功能性材料开发的经济和社会价值难于估量,理所当然地引起人们越来越大的兴趣。

海洋生物的研究早就从人们对形形色色的海洋生物及其多种多样的分布的观察和描述时开始的。海洋生物学是一门综合性交叉学科,主要包括海洋有机体的功能、海洋生物多样性和生态三个方面的内容(J. S. Levinton, 1995)。它是研究海洋中生命有机体的起源、分布、形态与结构、进化与演替的特征和生物生命过程的活动规律;探索海洋生物之间和生物与其所处的海洋环境之间的相互作用和相互影响的科学。

## 第二节 海洋中生命的形成与进化

从亚里士多德时代至今,“自然发生”一直被援引为生命起源的解释。尽管许多科学家一直批评这种生命物质起源于非生命物质的观点,巴斯德也令人信服地证明了生命一定起源于已经存在的生命形式,但最初生命起源的问题一直困扰着科学家们。在过去的 50 年中,广为流传的 Oparin 和 Haldane 学说已经证明:利用太阳的紫外线和大气中放出的电做为能源,大气中非生命的物质通过化学合成作用形成了原始生命。

新陈代谢的研究有助于理解生物的进化。真核生物的光合作用利用氧和二氧化碳产生葡萄糖。然而,在原核生物中却有非常多样的能量储存和物质合成途径,能量储存利用除了氧之外的许多氧化剂,除了葡萄糖之外还能利用许多其他能源。蓝藻和其他植物广泛运用  $\text{H}_2\text{O}$  做为 H 源,而光合细菌却能利用许多非  $\text{H}_2\text{O}$  的 H 源物质。一些细菌通过氧化还原途径,利用化学能量取代了光能驱动的葡萄糖合

成。只不过是真核生物在所有的可能途径中选择了最高效的反应途径而已。

化石记录了生命的历史,放射性同位素的应用使我们知道了化石的年龄。已知最为古老的化石大约有  $3.1 \times 10^9$  年的历史,在该年代的黑硅石中发现含有细菌和蓝藻的结构。 $2.7 \times 10^9$  年前的岩石(地层)中有记录着古代蓝藻的石灰岩沉积层,而  $1.0 \times 10^9 \sim 2.0 \times 10^9$  年前的化石则呈现了极具多样化的原始生物。澳大利亚科学家通过对海底沉积岩的研究,发现了地球上  $2.7 \times 10^9$  年前的复杂生命形式,这比过去所认为的复杂生命形式开始时间早了  $1.0 \times 10^9$  年。他们发现的固醇分子化石是目前世界上最古老的生物分子。真核细胞是一种含有细胞并具有独特的细胞核的生命形式,经过长期而缓慢的向多细胞的进化,现代的生物门类迅速形成了。

尽管许多人仍然在寻找地球外生命,但现在还没有证据表明陆生生物是由陨石带来的“殖民者”发展而来的。陨石可能含有有机物质的遗迹,却从未发现它们含有生物化石。从这些贫瘠的陨石提供的信息,我们可以更加确信前寒武纪化石的确反映了地球生命的起源。

有机分子如何在无生命的条件下产生? Urey 和 Miller 曾提出早期大气的成分,他们将这些气体在一个容器中混合,并不断对其放电。经过长时间的处理,产生了许多简单的有机分子,包括大部分的细胞组成物质。因而海洋被认为曾经是一个“温暖而稀薄的汤”,生命就是从这里产生的。“汤”里的 ATP 可能是细胞最初的能量来源。后来,该化合物成为代谢系统最重要的组成部分。

从分子到细胞的过程,需要许多的发展阶段。细胞是逐渐才变得复杂的——DNA 并不是开始就产生并决定一切的,DNA 决定的繁殖模式是逐渐发展而来的。研究表明,热会使氨基酸聚合成为类蛋白,这些类蛋白在低温时能组成微球体。这些微球体被一种类膜边界所包围,能够生长和分裂。许多生命特征都可以在这些复合体中发现,但是它们明显是非生命化学的集合。

Oparin 的凝聚体显示了许多聚合体在水溶液中形成小滴的能力。这些化学系统和生命相关:物质可以在其中浓缩,脂肪可以在其周围形成保护膜。凝聚体还含有能吸收物质、催化反应和释放产物的酶。在这个小滴中形成了微小的代谢系统。生命可能从凝聚体时期开始了进化;化学的选择有利于那些催化系统,这些系统能在竞争中淘汰它们的对手。这些所谓的“原生生物”(protobiont)最终发展出在 DNA 指导下繁殖的能力。生命的单位是细胞;生命需要细胞的功能组成和 DNA 的信息储存系统。

把来自于新陈代谢、化石及非生物合成的证据再加一点想象可以合成一个初步的生命发展史:太阳系由原始星体大爆炸释放的物质所组成,地球失去了属于它的由  $H_2$  和稀有气体组成的大气。地球内部的巨大的热能产生了现在的地核、地幔和地壳的格局。随着新的还原性大气的产生,原始的“汤”中非生命合成和聚合作用在化学选择下发生了。凝聚作用导致起催化作用的“原生生物”的出现。“汤”



中的 ATP 可能是最早的高能物质,被生物用来提供生命活动的能量。和 DNA 相关的繁殖系统推动了凝聚体跨越生命的门槛,偶然的复制错误使生命进化成为可能。当外界的 ATP 供应不足的时候,生物开始利用周围环境中的富含能的有机物来生产 ATP,因此发酵成为生物的典型特征。这些生物是厌氧异养生物,可能以最原始的化石为代表。

Berkner-Marshall 理论认为寒武纪的生物多样性异常增高与充足的  $O_2$  的出现满足了高效的呼吸活动有关。足够的  $O_2$  的积聚形成了臭氧层屏蔽紫外线,使得生命在志留纪登陆成为可能。参考化石记录,我们可以得到一个大致不同生物出现的时间表。尽管我们不能确切地知道生命的历史,但是越来越多的证据都在支持前面所论述的生命起源模型。

总之,生命的产生是一种奇迹。从基本粒子的碰撞中合成出最初的生命形式,这种偶然性的概率是多么小!可以想象产生出生命的进化一定经历了无数次的失败。想一想,在基本粒子的合成中,无论是温度、能量、数量等因素稍有一点偏差,就不可能出现生命,我们的世界就完全改变。即使出现生命,也并不必然产生具有自我意识——如人类的生物。这里没有丝毫的投机取巧,完全取决于一种独特的偶然,取决于一种长期的进化。

### 第三节 海洋生物学研究的原则与方法

现代海洋生物学不仅是一门独立的综合学科,而且也是海洋科学研究中的热点和难点,这是因为海洋中的生命现象较物理、化学现象更为特殊和复杂,因而更具有挑战性;加上海洋生物与人类衣食住行密切相关,因而具有特殊的重要性。目前该学科的发展特点与趋势主要有:

#### 1. 研究空间与时间的扩展与深化

现代海洋生物学研究的空间与时间尺度,一方面在宏观层面上扩展,另一方面朝微观中深化。宏观更宏,微观更微。宏观上,全球海洋任何一个海域,从南极到北极,从海面到大洋深处,都在开展生物学调查与研究;科学家们越来越重视全球或大尺度上中长期的海洋生物学研究。微观上,生物个体的研究已从普通个体到微小个体如 nano-plankton( $20\mu m$ )甚至到 pico-plankton( $<2\mu m$ ),生理、生化机制的研究已从整体到细胞深化至分子水平,生态学的研究也深入到微生境、微生态。

#### 2. 学科的交叉与综合

学科交叉与综合已成为现代海洋生物学的重要发展趋势。科学技术的日新月异,不仅使学科的交叉成为可能,更是促进海洋生物学发展的必要前题。在海洋学层面上,海洋生物学与海洋化学、海洋地质学和物理海洋学之间加快了相互交叉与



渗透;在生物学层面上,科学家对海洋生物的研究绝不再局限于单一或两、三门学科上,更常常是生态学、发育学、遗传学、生物化学、生物物理学和生物数学等多学科的交叉。现代生物技术、计算机技术、化学分析技术、遥感遥测技术以及海洋技术等在海生物研究中得到越来越多的应用。

### 3. 海上考察试验与室内实验分析相结合

海洋生物学研究起源于海上考察,而且它至今仍然是取得第一手材料与数据的重要源泉。海洋生物学假说与理论的证实最终不能离开海上考察或试验。但实验室可以保证科学家在人工控制与模拟的条件下,不受自然环境的限制,随意重复或深入进行各种各样的实验和数据分析。两者结合起来,优势互补,相得益彰。难怪世界各国一方面在建造更多的设备精良、导航准确、性能高超的海洋生物考察船或深海潜水器,另一方面在沿海建立越来越多和现代化程度越来越高的实验室和水族楼。

### 4. 研究的国际化,竞争与合作

海洋是人类共有的财富,要深入全面研究海洋生物学,国际合作是必要和可能的。但各国又具有特有的经济专属区,为了自身的利益,不得不在研究中进行激烈的竞争。比如在鲑鳟鱼资源的捕捞管理上,就连一向称为兄弟同盟的加拿大与美国或欧盟国家之间在谈判配额时,也要你争我吵,各自利用鲑鳟鱼种群 DNA 指纹分析图得到的科学证据,力求多得到一些份额。在国际海洋划界中,渔场物理边界和生物特征无疑是考虑的重点因素之一。

### 5. 生物资源的持续发展、环境的科学管理成为海洋生物学研究的主要目标

资源与环境是地球科学研究永恒的主题,也是海洋生物学研究的重点。自古以来,海洋是人类“营渔盐之利,行舟楫之便”的场所。蓝色大海源源不断、慷慨无私地提供了大量优质蛋白和化工产品;绵延曲折的海岸带为人类社会铺就了优良美好的生存空间。然而,人类自身的活动不仅给渔业资源的再生造成了威胁,也给地球上生命赖以生存的海洋环境带来了污染和破坏。面对资源短缺、环境恶化和人口“爆炸”的严峻挑战,人类在考虑如何更科学合理地保护、开发和利用海洋生物资源,确保它的持续发展;也在探索如何更好地监测海洋环境的变异和对海洋环境进行有效的科学管理。毫无疑问,海洋生物学研究要把这两个重大问题的解决作为自身的目标。

## 第二章 海洋生物学起源与发展

### 第一节 世界海洋生物学起源与发展

早期的生物学家是自然哲学家,他们对自然中的生物进行解剖学和生活习性的观察。亚里士多德(公元前 384~327)和他的希腊同代人最早记录了他们对海滩上一些生物观察的结果。林奈(1707~1778)发展了现在仍然使用的命名物种的方法。他描述了几百种海洋动植物种类。尽管人类航海的历史开始很早(1492 年哥伦布就发现了美洲大陆)但海洋生物学到 19 世纪才发展成为一门科学。英国的福布斯(1815~1854)多次在地中海航海探险中利用采泥器收集了一系列海洋生物,进行了描述,同时提出了“海底 300 呎以下生命不再存在”的世界上第一个海洋生物学的假说(Azoic theory)。福布斯所著的《欧洲海的自然历史》被看作是海洋生态学领域的第一部著作。在这本书里,他首创并使用了垂直分布、种群动力学等生态名词,所以 Forbes 也被称为海洋生态学的奠基者。1850 年挪威的萨斯以描述了生活于 300 呎以下的 19 种生物的事实推翻了上述假说。在这段时间,浮游生物网首次开始使用,潜水器也开始研发。达尔文(1809~1881)作为世界海洋生物学的奠基人之一,提出了世人熟知的物种起源学说;同时提出的珊瑚礁发育理论影响深远。渔业学研究开始于 19 世纪初;稍后,海洋生态学在美国成为渔业学的同义语。1872~1876 年,世界著名的“挑战者”号考察船进行了环球大洋探险,其间获得并描述了 4 717 种新的海洋生物,是人类第一次全球尺度的海洋生物学研究。

进入 20 世纪,许多国家开始组建大海洋研究机构,如美国的斯克瑞普斯海洋研究所(1903)、伍兹霍尔海洋研究所(1930);大学中也建立了海洋生物学专业或研究机构。Murray(1912)撰写的《大洋深处》被称为海洋生态学的第一部经典著作。

战争破坏了生产力,但它也畸形地加快了与战争相关的海洋生物学的发展。两次世界大战期间,各参战国从维护自身的利益出发,大大增加了海洋学包括对海洋生物学的研究投资,海洋生物声学、生物的污损研究等有了较快发展。特别是第二次世界大战期间,政治与战争的需要大大刺激和促进了与海洋生物学相关技术的发展,从而很快扩展了海洋生物学家们的能力与本领。

细胞生物学、胚胎学、生物化学等实验技术应用到海洋生物学研究中,使得实验海洋生物学得到应有的重视。此间,航海技术和其他技术有了长足发展,斯库巴(SCUBA 即人工肺)潜水和深海潜水器等相继问世与应用,使科学家能够在海上定点、定时直接观察活的生物并进行取样。1950~1952 年丹麦的伽拉塞亚号开展了大规模的深海考察,进一步丰富了对深海生物的认识。20 世纪 60 年代至今,海



海洋生物学研究进入快速发展阶段:学科齐全、设备精良的研究机构不断涌现。Kinne(1970~1978)所发表的《海洋生态学》(共5卷)内容较为详实、新颖,涉及环境动力学、机制、生态系统、培养、海洋管理等各方面,可称为近代海洋生态学的另一部经典之作。另外,各国派遣的海洋远征队所写的大幅、多本调查报告涉及海洋生物的种类和分布及其与环境的关系为海洋生物学发展作出了很大贡献。此外,各滨海国家所建立的海洋研究所进行了大量个体生态和种群生态及实验生态研究,促进了海洋生态学发展。

目前从事海洋生物学研究的研究所、实验站数以百计;研究队伍不断壮大,海洋生物科学家已成千上万;先进的综合考察船具有现代化的导航设施,速度快、续航力大、实验仪器齐备良好,足以保证到世界四大洋的任何一个海面进行考察。设备优良、自动化程度高的深潜器已深入到海洋的最深处——11 000m的玛利亚纳海沟,取回海底的微生物供科学家研究。

## 第二节 中国海洋生物学发展史

中国近海处于亚洲大陆东侧的中纬度到低纬度地带,南北跨越30多个纬度,受大陆气候条件影响显著,南北温差较大,适于冷、温和暖水性多种海洋生物的生长和繁殖,是开展海洋生物学研究最适宜的地区之一。

同世界其他国家一样,中国海洋生物学是随着社会生产力的发展而发展的,形成过程非常漫长,有自己独特的学术思想,对世界海洋生物学做出了突出贡献。

### 1. 古代中国海洋生物学发展史

居住在中国的古代先民,很早就对海洋生物有了一定的认识,并加以利用。日积月累,逐步发展形成为独具特色的学问。

(1) 远古时期 人类对海洋生物的认识是与自身的进化同步发展的,古人类早就注意到可食用的海洋生物。考古发现,早在18 000年前的旧石器时期,北京周口店的山顶洞人就食用海洋贝类,并用海蚌壳做“项链”,美化生活。在沿海“贝丘”遗址和山东省胶县三里河新石器时代大汶口文化遗址中,出土了大量鲷鱼、梭鱼、黑鲷等鱼骨。甲骨文中有“贝”、“鱼”和“渔”的记载。伏羲时已开始造网罟,教佃渔。这都说明,中国远古先民具有一定的生产力,对贝、鱼等有了一定的认识,而且已经能够捕捞一些游泳的海洋鱼类。

(2) 先秦时期 我国奴隶社会的商代生产力有了提高,已能采捕贝、鱼,用贝壳作货币。春秋战国时代,社会逐渐向封建制转化,生产力大大发展,对海洋生物的知识更多、利用能力更强,文字记载更丰富。《周易》等书记载了包牺氏“作结绳而为网罟,以佃以渔”;《竹书纪年》记载,夏代曾“东狩于海,获大鱼”。更为可贵的是,除了对资源的评价外,还出现了保护海洋生物资源的宝贵思想。夏禹、周文王



皆禁令:川泽非时“不入网罟,以成鱼鳖之长”。《礼记》明确记载了准许捕鱼的季节。

(3) 秦汉至南北朝时期(公元前 221~581)秦汉进入中国封建社会初期,已出现了海洋生物分类研究。《尔雅》《说文解字》对多种海洋生物作了记载和解释。汉代朱仲著《相贝经》,专门对海贝进行了分类研究。而《史记》和《汉书》,不仅有对海洋生物地理分布的记载,而且有对海洋生物的资源评价。三国时期(220~280)东吴和南朝的宋、齐都大力发展了海洋事业。《临海水上异物志》、《博物志》、《名医别录》等书籍已记载不少海洋生物。在生物分类、生长、习性、地理分布等方面都取得了重要成就。

(4) 隋至元代(581~1368) 隋至元代是中国封建社会的中期,生产力进一步发展。隋唐五代,认识了许多海洋生物新种。唐代的《吴地记》、《本草拾遗》记载了不少海洋生物及新种,后汉即在合浦海上大量采珠,陆龟蒙的《蟹志》是我国第一部蟹类专著。宋代《三山志》和《日华本草》,特别是毛胜著《水族加恩簿》对许多海洋生物作了质量评价,而且知道了对珍珠贝、牡蛎、江珧、海豹等海洋水产动物的人工养殖,这是一个巨大的进步。对国外海洋动物也有了文献记载。

(5) 明清时代(1368~1911) 明清是中国封建社会后期,中国人对海洋生物的认识于明代(1368~1644)中期遥遥领先于世界各国。明代屠本峻的《闽中海错疏》是我国最早的一部地方海洋动物志,主要记载福建的海洋水产动物。共记录了涉及现代 50 多个科 100 多种鱼和软体、节肢、环节、爬行、棘皮、腔肠、哺乳等动物,描述了它们的形态、习性和一些种的食用质量评价,还指出了生物的多样性。另外,黄省曾的《鱼经》、杨慎的《异鱼图赞》和胡世安《异鱼图赞补》等专著,以及清(1644~1911)人的《异鱼图赞闰集》、《记海错》等专著,对中国海洋生物学的发展具有重要意义。

## 2. 近现代中国海洋生物学发展史

中国古代的科学技术长期居于世界领先地位,但从 15 世纪逐渐落后下来。包括海洋生物学在内的近代科学技术在欧洲兴起后,19 世纪中叶逐步传入中国。半封建半殖民地的中国,积贫积弱,科学难以发展。1949 年中华人民共和国成立后,现代海洋生物学迅速发展起来。

### (1) 近现代中国海洋生物学研究事业的发展

1) 萌动发展阶段(1840~1949) 1840 年后,西方海洋生物学逐渐传入中国。1902 年清政府推行“新政”,部分有识之士,出国留学,将近代海洋生物学引入中国。1912 年天津、上海和江苏成立水产学校,1920 年集美水产学校创立。1921 年秉志在南京高等师范创建了中国第一个生物系,并带领学生采集海洋生物标本。青岛观象台 1928 年设立海洋科,是中国第一个海洋研究机构。1930 年秋,中国科学社蔡元培等倡议成立中国海洋研究所,并筹建中国第一个海洋博物馆——青岛

水族馆。1930年中华海产生物学学会在厦门大学成立,是中国第一个海洋学术组织。1946年,山东大学创建了水产学系和海洋研究所;厦门大学创建了海洋系和海洋研究所;台湾大学成立了海洋研究所。1947年在上海成立中央水产实验所。

旧中国外患内战不断,经济落后,民生凋敝。尽管我国海洋生物学研究始于20世纪初叶,但只是对海洋藻类和海洋动物进行了零星采集与分类,主要作了一些近海海洋生物的调查和研究。朱元鼎、伍献文对海洋鱼类的研究,童第周对文昌鱼实验胚胎的研究,曾呈奎对海藻的研究,金德祥对硅藻的研究,朱树屏、郑重对浮游生物的研究,陈义对多毛类和星虫的研究,张凤瀛对棘皮动物的研究,沈嘉瑞对蟹类等甲壳类的研究,喻兆琦对虾类的研究,张玺对软体动物的研究,汤佩松对海藻含碘量的研究,许植方对海人草的研究等,都是开创性的工作。

2) 奠定基础阶段(1949~1956) 新中国的成立给海洋科学事业的发展与繁荣创造了条件。1949年新中国成立后,中国海洋生物学随着共和国前进的步伐,获得了迅速的发展。

1950年8月,新中国第一个海洋研究机构——中国科学院水生生物研究所青岛海洋生物研究室的成立,标志着新中国海洋研究工作,特别是海洋生物学全面系统规模化研究的开始。1951年成立了中国海洋湖沼学会,次年成立了山东大学海洋系和上海水产学院。

3) 全面发展阶段(1956~1966) 1956年全国科学技术发展纲要中《中国海洋科学发展规划》,以及1963年5月国家科委制定的“1963~1972年海洋发展规划”,为中国海洋科学的发展勾画出宏伟蓝图,指明了前进方向。

1957年中国科学院海洋生物研究室扩建为海洋生物研究所;该所改装成的我国第一艘专业海洋调查船“金星号”,成为后来全国海洋综合调查的主力。1959年该所又扩建为中国科学院海洋研究所,由单一的海洋生物研究转向多学科综合性发展的道路,成为中国海洋科学的中坚力量。20世纪50年代后期,一大批品学兼优的大、中学生被充实到中国科学院。该院竺可桢副院长号召陆地科学家“下海”,从事海洋科学研究,迅速壮大了海洋科研队伍。1958~1960年,全国海洋综合调查在近海全面展开,既取得了大量珍贵资料,又培养了人才,奠定了现代中国海洋学发展的基础。1957年以后,沿海各省市也普遍成立了海洋研究单位,海洋研究事业蓬勃发展。1962年调整时期,只保留了中国科学院海洋研究所、国家科委海洋组调查队,以及划归中国科学院领导的在广州、厦门、杭州、大连的工作站。1959年3月山东海洋学院宣告成立,这是中国第一所海洋综合性理工科高等学校。1962年中国海洋湖沼学会和中科院海洋研究所在青岛召开了海洋动、植物区系学术讨论会,为我国海洋动、植物区系理论的建立奠定了初步基础。1964年成立了国家海洋局。国家海洋局分别在青岛、杭州、厦门等地组建了综合性的第一、第二、第三海洋研究所和其他专业研究机构。

直到“文革”前夕,中国海洋生物学的某些领域的工作,达到了世界水平。



4) 缓慢发展阶段(1966~1976) “文化大革命”中,仅有少数为海防建设或直接为生产服务的科研项目,勉强能够开展部分工作,整个中国海洋生物学几乎陷于瘫痪。而这一时期,正是国际上海洋生物学突飞猛进发展的时期,中国与国际水平的距离又一次拉大。

5) 恢复和深入发展阶段(1976 年以来) 1978 年全国科学大会的召开,使中国海洋生物学进入了恢复和深入发展的时期。

“文革”以后到“八五”期间,是我国海洋生物研究的第二个发展高峰。改革开放政策给海洋生物学研究与国际接轨带来了机遇,国际合作广泛开展;海洋生态学、海洋水产农牧化原理与应用研究、海洋生物多样性研究、由个体水平到细胞和分子水平的实验海洋生物学研究全面展开。全国范围的科学考察,如 1981~1986 年的全国海岸带、滩涂调查,1990~1992 年海岛调查和贯穿于其间的区域性调查,如西沙群岛、北部湾和南沙群岛等的科学考察也相继进行。

改革开放以来,中国参与了许多国际合作项目。中国海洋生物学研究开始整体上走向世界,南极和南大洋考察就是一个重要标志。1984~1985 年,中国首次对南大洋和南极洲进行了科学考察并建立了长城站。此后又进行了多次南极考察和环南极海洋调查,并举行了国际南极研究学术讨论会,成立了中国极地研究所。1995 年中国首次远征北极科学考察队到达北极点。

近 50 年来,中国在海洋科学各个重要领域里,都有研究或较深入地研究。中国海洋生物学形成了完整、齐全的科研体系,在世界上已有了一定地位和影响,少数领域的研究成果达到了世界领先水平。

香港地区的海洋生物学研究始于第二次世界大战前,开始主要在香港大学,规模较小。20 世纪 60~70 年代香港大学和中文大学海洋生物学研究均有相当大的进展。20 世纪 80~90 年代,随着经济和科教快速发展,除上述两所大学外,香港科技大学和其他大学也积极加入了海洋生物学研究的行列,并与内地的同行不断加强交流与合作,这段时间是香港海洋生物学研究发展最迅速的时期。

我国台湾的海洋生物学研究始于 20 世纪 40 年代中期。50 年代初经济部与台湾大学合办了渔业生物试验所,60 年代台湾的海洋科学研究有较快发展,目前台湾 11 所大学设有海洋科学研究所,有近千人从事海洋科学的研究。其研究内容主要集中在渔业科学和水产养殖生物学和分类学研究方面。1991~1996 年台湾推行了海洋科技中程计划,推动海洋生物学基础研究,改进和开发水产养殖和海洋生物技术。仅 1990~1994 年期间,投入约 130 亿新台币。

(2) 近现代中国海洋生物学研究进展 新中国成立前,海洋生物学基础薄弱,发展缓慢,科研工作多局限于分类研究。新中国的海洋生物学获得了迅速、全面地发展,突出特点就是基础研究与资源开发紧密结合。这既推动了学科自身的发展,又为合理开发利用海洋生物提供了理论根据,加快了国民经济的发展和社会进步。

1) 分类区系研究 1934~1935 年,厦门大学、中国科学社等团体和中央研究



院组织了沿海生物调查。

1935~1936年,张玺领导了胶州湾海产动物采集团,调查发现了两种稀有的原索动物——柱头虫和文昌鱼。1941年,中国地理研究所进行了此期间惟一一次海洋考察——福建东山海洋考察。

近70年来,曾呈奎、张玺、刘瑞玉、齐钟彦、郑执中、郑守仪、谭智源、成庆泰、徐恭昭等系统地开展了我国近海海洋生物分类研究,基本上查清了我国近海海洋动植物的生态习性、资源分布和区系特点,为开发海洋生物资源准备了基础资料。

2) 生态研究 新中国成立后,才真正开始浮游生物研究。在分类研究和海洋调查的基础上,进行了动物区系和营养的研究,包括生态、生理、生化、水产等诸多领域。对热带海域的大洋性浮游植物新种研究贡献极大(我国25种,外国仅两种)。20世纪80年代以后拓宽了研究范围,增加了深度,对环境与浮游植物的关系作了深入的研究。

海洋生产力,是当代生物海洋学研究热点。中国自20世纪60年代初起步,80年代后才蓬勃开展。研究的海域自沿岸海湾、河口上升流和海岛水域到临近陆架;从近海到大洋乃至南极海域,取得了不少成果。

在底栖生物研究方面,20世纪50年代后期,在刘瑞玉组织和领导下,中国科学院海洋研究所开始了海洋底栖生物的生态研究,基本查清了中国海域底栖生物组成特点和数量分布;对胶州湾和闽中上升流区底栖生物的研究,初步揭示了底栖生物群落结构的动态规律。他们先后重点研究了中国对虾和小型底栖生物、南大洋和中太平洋底栖生物,报道了南沙海域的热泉动物。

20世纪80年代以来,海洋生态学紧密结合我国经济发展,全面展开了海洋水产生农牧化原理与应用研究、海洋生物多样性研究。关于大型水利工程和沿海工程对生态的影响的研究,如三峡工程对于长江口生态系统影响的预测和大亚湾核电站零点调查等,取得了可喜成果。

3) 实验生物学研究 在实验生态研究方面,1930年,日本技师大槻洋四郎在大连进行中国首次海带养殖实验。1952~1974年,曾呈奎等关于紫菜和海带的研究,解决了养殖中的关键问题,掀起了以养殖海带和紫菜为主的我国第一次海水养殖浪潮,促使我国成为海藻养殖大国。1960年,吴尚勳等攻克了中国对虾育苗难关;1980年前后,赵法箴等解决了工厂化人工育苗工艺,使对虾养殖业蓬勃发展。1974~1978年,张福绥等关于贻贝的研究,建立了人工采苗和工厂化育苗工艺,此后又成功地引进了海湾扇贝,从而掀起扇贝养殖高潮。另外,科学家们对梭鱼、牙鲆等繁殖,对船蛆防治和生物处理废水等的研究也很出色。

在生理研究方面,50多年来,曾呈奎等对海藻光合作用和色素吸收进行了研究。通过对原绿藻的深入研究,查明了藻类进化的3条途径,揭示出光合生物的系统发育关系,从而提出藻类的分类系统,开拓了海藻比较光合作用和进化的研究领域,丰富和发展了生物进化论,是我国进化论研究的3项重要成果之一。

20 世纪 60 年代初期,中国科学院生理研究所和海洋研究所合作,徐科等利用电生理学技术研究了对虾、乌贼巨大神经纤维的兴奋传导等,开拓了电生理学研究的领域。中国科学院海洋研究所、青岛海洋大学、上海水产大学、海洋局第一海洋研究所深入进行了对虾、扇贝等的生理研究,福建海洋研究所研究了海洋动物的视觉生理。

在生物化学研究方面,从 50 年代开始,纪明侯等研究了多种海藻的化学成分及含量,以及含量随季节的变化,研究了褐藻胶、碘等的提取方法,指导建立了我国第一个褐藻胶生产车间。曹天钦等对文昌鱼的肌球蛋白,其他人对部分海生鱼、虾、贝、蟹的蛋白、核酸、酶、激素等进行了卓有成效的研究工作。

海洋生物遗传学研究方面起步较晚,最先进行研究的是近海沿岸和河口区无脊椎浮游性幼体遗传性状与环境的关系。20 世纪 70 年代方宗熙发现了海带雌、雄性生活史,由此建立了海带单倍体雌、雄性克隆,并培育出纯系杂交种“单杂 10 号”。80 年代以后新一代中青年科学家对牡蛎、珍珠贝、对虾、黑鲷等进行了遗传研究。

在发育生物学研究方面,20 世纪 50 和 60 年代,童第周等关于硬骨鱼胚胎发育的研究和文昌鱼的器官发育与进化的研究,为海洋发育生物学奠定了基础。80 年代初,吴尚勳等实验证明,文昌鱼和海鞘卵子细胞质早在受精前就有了分化,认为不能片面强调细胞核的作用,而忽视细胞质和细胞核的相互作用,以及环境的影响,从而拓宽了细胞分化的研究领域,为探索胚胎早期分化的机制指明了方向。

4) 海洋渔业资源学的研究 渔业资源的开发利用推动了海洋渔业资源学的发展。20 世纪 50 年代开始,我国科学家在全国范围进行了一系列海洋生物与渔业的调查,规模较大的有 1953~1958 年的烟威鲈鱼渔场调查和 1958~1962 年的全国海洋综合调查。根据近 50 年全国各地对各海域的调查,编写出了各海区的渔业资源和渔业区划报告,全面系统地反映了中国海洋渔业资源面貌和生产状况。报告并按区域特点提出了开发意见,对渔业生产和管理具有重要意义。对于影响重要的海洋增养殖对象,如海带、紫菜、海蜇、贻贝、扇贝、珍珠贝、对虾和真鲷等生活史的不同阶段的主要环境因素开展了深入研究;对于重要捕捞对象如鲈鱼、大黄鱼、小黄鱼、带鱼、太平洋鲱、绿鳍马面鲀、鳀鱼、对虾和毛虾等的数量变动规律、洄游路线、生态习性、渔场形成条件、资源管理与增值措施等进行了全面研究。中国科学院海洋研究所、水科院黄海水产研究所、辽宁海洋水产所等研究所以及上海水产大学、青岛海洋大学等对我国渔业资源的调查和评估做出了重要贡献。张孝威主持了烟威鲈鱼渔场调查,杨纪明评估了渤、黄、东、南海鱼类生产力,朱德山等测算了越冬场鳀鱼资源量,唐启升主持了我国专属经济区渔业资源调查。

### 主要参考文献

中国海洋年鉴编辑部. 1988. 1986 中国海洋年鉴. 海洋出版社  
中国海洋年鉴编辑部. 1991. 1987~1990 中国海洋年



鉴. 海洋出版社

中国海洋年鉴编辑部. 1995. 1991~1993 中国海洋年鉴. 海洋出版社

中国海洋年鉴编辑部. 1997. 1994~1996 中国海洋年鉴. 海洋出版社

生物学史编纂组. 1980. 科技史文集第四辑. 上海科学技术出版社

杨纪明. 1985. 海洋渔业资源开发潜力评估. 海洋开发. (4): 40~46

宋正海, 郭永芳, 陈瑞平. 1986. 中国古代海洋学. 海洋出版社

张震东, 杨金森. 1983. 中国海洋渔业简史. 海洋出版社

曾呈奎. 1998. 中国的海洋科学及其展望. 海洋与湖沼. 29(1): 1~8



## 第三章 海洋生物多样性

### 第一节 海洋微生物

#### 一、引言

海洋微生物是在海洋环境中能够生长繁殖、形体微小,单细胞的或个体结构较为简单的多细胞的、甚至没有细胞结构的一群低等生物。它们通常要借助光学显微镜或电子显微镜放大才能观察到。海洋微生物类群十分庞杂,种类繁多,按其结构、形态和组成不同,可分为三大类:非细胞型(如海洋病毒)、原核细胞型(如海洋细菌和海洋放线菌)及真核细胞型(如海洋酵母菌和海洋霉菌)。海洋微生物学则是研究海洋微生物及其生命活动规律的学科。研究内容涉及海洋环境中微生物形态结构、分类鉴定、生理生化、生长繁殖、遗传变异、生态分布以及微生物各类群间、微生物与人类、海洋动植物和海洋理化、地质等自然界诸因素的相互关系等。海洋微生物学既是海洋生物学中的一个分支学科,也是微生物学的一个分支。通过研究海洋微生物及其生命活动规律,我们可以不断发掘微生物资源,充分利用其有益活动,从而发挥其在海洋养殖、海洋开发利用和净化保护海洋环境的有利作用;也可以通过防止、消除微生物的有害活动、或通过改造转害为利,从而达到减少和防治海洋病害微生物的沾污以及它们对海洋生态环境危害的目的。

#### 二、海洋微生物类群

##### (一) 海洋病毒

###### 1. 定义

海洋病毒是海洋环境中土著性、超显微的、仅含有一种类型核酸(DNA 或 RNA)、专性活细胞内寄生的非细胞形态一类微生物。它们能够通过细菌滤器,在活细胞外具一般化学大分子特征,进入宿主细胞又具有生命特征。

###### 2. 种类

海洋病毒多种多样,具形态多样性及遗传多样性。海水中海洋病毒的密度分布呈现近岸高、远岸低;在海洋真光层中较多,随海水深度增加逐渐减少,在接近海底的水层中又有所回升的趋势,其密度有时可达  $10^6 \sim 10^9$  个病毒颗粒(VPS)/ml。

超过细菌密度的 5~10 倍。

海洋中病毒能够侵染多种海洋生物。海洋噬菌体的裂解致死占异养细菌死亡率的 60%；海洋蓝细菌、海洋真核藻类等重要海洋初级生产者也可被海洋病毒感染。病毒还能裂解某些种类浮游动物。众所周知，病毒的感染致病，给水产养殖业（如鱼、虾、贝）造成了巨大的损失。现已查明，从 1993 年开始在全国对虾养殖地区几乎普遍发生的、危害性极大的急性流行病即由一种杆状病毒[白斑综合征杆状病毒(WSSV)]所引起。有些海洋病毒具有帮助某些海洋浮游植物生长的作用，对海洋环境和人类生存有益。目前，海洋病毒在海洋生态系统中的作用正日益被人们所关注。

## (二) 海洋细菌

### 1. 定义

海洋细菌细胞无核膜和核仁，DNA 不形成染色体，无细胞器，属于原核生物；不能进行有丝分裂，以二等分裂为主；个体直径一般在  $1\mu\text{m}$  以下，呈球状、杆状、弧状、螺旋状或分枝丝状；具有坚韧的细胞壁；能游动的种以鞭毛运动。海洋细菌是海洋微生物中一大类群，也是海洋微生物学的主要研究对象。

由于近岸海水中存在着众多暂时生长在海洋环境中的陆生细菌，因此严格地说，海洋细菌是指那些只能在海洋中生长与繁殖的细菌。一般来说，真正海洋细菌具有 3 个基本特征：①至少在开始分离和初期培养时要求生长于海水培养基中；②生长环境中需要氯或溴或其中之一元素存在；③需生活于镁含量较高的环境中。另外，许多海洋细菌是嗜冷或耐压生物。

### 2. 种类组成

据《伯杰细菌鉴定手册》(第 8 版)记载，约有 180 种细菌属于海洋细菌。最常见的有假单胞菌属(*Pseudomonas*)、弧菌属(*Vibrio*)、无色杆菌属(*Achromobacter*)、黄杆菌属(*Flavobacterium*)、螺菌属(*Spirillum*)、微球菌属(*Micrococcus*)、八叠球菌属(*Sarcina*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、不动杆菌属(*Acinetobacter*)和发光杆菌属(*Photobacterium*)等。海洋细菌个体较小，在培养基上生长较慢；相对于非海洋细菌，对糖的分解能力较弱，而对蛋白质分解能力较强；产生色素的较多。一般来说，在海水中革兰氏阴性杆菌( $G^-$ )占优势(有人认为可达 90%以上)。在远洋沉积物中，革兰氏阳性菌( $G^+$ )居多；芽孢杆菌在海水中少见，但在大陆架沉积物中则最为常见；球菌种类在海水中也较少见；能游动的杆菌和弧菌在海洋细菌中占优势。

### 3. 新陈代谢类型

几乎所有已知生理类群的细菌，都可在海洋环境中找到。可以根据海洋细菌



生长所需要的营养物质的性质不同,将它们分为自养和异养两种类型。

海洋自养细菌是指在海洋环境中能以简单的无机碳化合物(二氧化碳、碳酸盐)作为生长的碳源的细菌。根据它们生长所需要的能源不同,又可分为海洋光能自养细菌和海洋化能自养细菌。

海洋光能自养细菌因其含有细菌叶绿素等色素,能够直接利用光能;以无机物,如分子氢、硫化氢或其他无机硫化合物作为供氢体,使二氧化碳还原成细胞物质。如着色菌科和绿菌科细菌即属于海洋光能自养细菌。海洋化能自养细菌生长所需的能量来自无机物氧化过程中放出的化学能。如海洋硝化、亚硝化细菌,通过氨氧化成亚硝酸盐,并进一步氧化成硝酸盐获取能量;氧化硫细菌等化能自养菌通过把游离的硫或硫化物氧化成硫酸盐获取能量。

海洋异养细菌是指在海洋环境中不能以无机碳化合物作为生长的主要或惟一碳源物质的细菌。其中,有些异养细菌需要在有机物作为供氢体才能利用光能将二氧化碳还原成细胞物质,如红螺菌属的一些细菌,可称为光能异养细菌,它们在生长时大多需要外源生长因子。海洋中化能异养细菌很多,是海洋细菌的最大类群。它们从氧化某些有机化合物过程中获取能量,其碳源主要来自有机化合物(如糖类等),其氮源可以是有机物的也可以是无机的。一般来说,人们习惯上将那些必须利用有机物作为碳源,利用蛋白质、蛋白胨、氨基酸作为氮源的细菌称为海洋异养细菌。根据其利用有机物的特性,海洋异养细菌又可分为腐生型与寄生型两种类型。前者以无生命的有机物(如动植物尸体、排泄物和腐败食物等)作为营养物质;而后者则是寄生于活的动植物中,从宿主体内获得生长所需的营养物质。腐生菌和寄生菌之间还存在一些中间的过渡类型,即兼性腐生菌与兼性寄生菌。

除根据所需营养物质的性质对海洋细菌进行分类外,还可根据它们对氧的需要情况,把海洋细菌分成海洋好氧细菌、兼性厌氧细菌和厌氧细菌等。其中,海洋好氧细菌是指那些具有完善的呼吸酶系统,能够将分子氧作为受氢体进行氧化呼吸来获取能量,但在无游离氧的环境中不能生长的细菌;海洋厌氧细菌是指因缺乏完善的呼吸酶系统而不能利用分子氧,只能进行无氧发酵获取能量的细菌。厌氧细菌按对氧的耐受程度及在一定氧浓度环境中的生存能力,又可细分为专性厌氧菌、中等厌氧菌和微嗜氧菌。除此之外,还有介于好氧及厌氧间的兼性厌氧细菌。大多数海洋细菌是兼性厌氧菌,但在有氧条件下往往生长更好,专性好氧菌和厌氧菌都比较少见;另外,还可将海洋细菌分为浮游和附着等类型。

以上几种类型海洋细菌的划分不是绝对的,它们在不同条件下生长时,往往可以互相转变。如红螺菌科的紫色非硫细菌在有光和厌氧条件下生长时,可以利用光能来还原二氧化碳,此时它们属光能自养型细菌;但当它们在有机物存在的条件下生长时,又可直接利用有机物与光能进行生长,此时它们属于光能异养型细菌。异养型细菌也不是绝对不能利用二氧化碳,它们当中有许多可以利用二氧化碳,只是它们不能以二氧化碳作为惟一碳源或主要碳源进行生长,而是在有机物存在的

条件下也可以利用二氧化碳,将它还原成部分的细胞物质。自养型细菌是能利用二氧化碳作为惟一碳源进行生长,但也并非是说它们绝对不能利用有机物生长。

#### 4. 特性

细菌比高等动植物对环境有更大的适应性。近海地区由于风浪、潮汐及径流等的运动和人类及生物的活动使陆源细菌进入近岸海域和远洋水上层中,并适应生存,因此生活在这些环境中的海洋细菌的生理生态特性与陆生细菌相似。但生活在深海的细菌,因深海环境具有高盐、高压、低温和低营养等特点,因此其生理、生态特性与陆源细菌迥然不同。

(1) 嗜盐性 海水的显著特征是含有相当稳定的高浓度盐分,含有各种盐类和微量元素,因此嗜盐性是海洋细菌最普遍的特性。此外,海洋细菌还能耐受高渗透压。海水中钠是海洋细菌生长所必需的,除渗透需求外,在输送基物进入细胞的过程中起着重要的作用。此外,钾、镁、钙、磷、硫和其他微量元素也是某些海洋细菌生长所必需的,如钾在维持渗透压时可部分代替钠;镁可减少海洋细菌生长在含钠低的培养基中解体现象,因此具有维持细胞膜的功能。

(2) 嗜冷性 在海洋中,由于海流不断运动以及海水有巨大的热容量,因而海洋水温的变化范围比陆地的小得多,90%以上水体的温度是在 $5^{\circ}\text{C}$ 以下。绝大多数海洋细菌都具有在低温下生长的特性。某些中温细菌,虽然其最适生长温度为 $20^{\circ}\text{C}$ 左右,但也能在 $0\sim 5^{\circ}\text{C}$ 下缓慢生长,这些细菌称为耐冷细菌(psychrotrophs)。嗜冷细菌(psychrophiles)是指那些在 $0^{\circ}\text{C}$ 附近能够生长繁殖,最适生长温度不高于 $15^{\circ}\text{C}$ ,最高生长温度不超过 $20^{\circ}\text{C}$ 的细菌。它们对热反应极为敏感, $20\sim 25^{\circ}\text{C}$ 已足以阻碍其生长与代谢,它们的细胞膜结构具有适应低温的特点,主要分布于极地、深海和高纬度的海洋中。同海洋细菌的嗜冷特点相对应,海洋细菌对较高温度的忍受能力是有限的(海洋中的高温细菌,只在海底热泉的特异环境中发现过)。海洋细菌对温度的耐受程度,同其所处环境的盐度之间可能存在一定关系。

(3) 适压性 水深每增加10m,其静水压力约增加 $1\text{kg}/\text{cm}^2$ 。深海一般指的是水深超过了大洋平均深度(约3800m)的海区,约占地球表面积的一半。海洋最深处(马里亚纳海沟,水深为10924m)的静水压力可超过 $1000\text{kg}/\text{cm}^2$ ,所以深海海底要承受约 $380\sim 1100\text{kg}/\text{cm}^2$ 。压力增加导致一系列物理化学的复杂变化,包括pH值、水的结构和气体溶解度的改变,所以妨碍了浅海和陆源细菌在深海中的生长。深海嗜压细菌具有适应高压并生长代谢的能力,能在高压环境中保持酶系统的稳定性。而在多数情况下,嗜压菌的酶在正常压力下反而失活。有些嗜压细菌所产生的蛋白酶,能被高静压力所活化。嗜压细菌的核糖体具有独特性,有些脂肪酸对于深海细菌的生长是重要的。细菌的形态(如鞭毛结构、多形性和细胞大小)在高压下也可能发生变化。除嗜压细菌(其生存繁殖有赖于高静压力)外,还有一类在常压( $1\text{kg}/\text{cm}^2$ )和高压( $600\text{kg}/\text{cm}^2$ )下均能生长的细菌,称为耐压细菌。



一般来说,嗜压细菌和耐压细菌均为适应低温环境的细菌,其耐压程度同其所处环境的温度有一定关系。迄今所分离到的海洋嗜压细菌都是革兰氏阴性假单胞菌。除嗜冷型外,有些深海细菌还能耐受高温,它们栖息于自深海海底喷出的、处于适度还原状态的热水中。这些细菌大多数属于古细菌属,少数为甲烷球菌或其他细菌属。有些细菌最高生长温度已达  $110^{\circ}\text{C}$ ,低于  $80^{\circ}\text{C}$  不能生长。由于水在常压下  $100^{\circ}\text{C}$  即可沸腾,因此高压对于深海中的超高温细菌可能是必需的。

(4) 低营养性 总的来说,海水是处于寡营养状态的,其中营养物质较为稀少,有机碳平均水平相当低。某些浮游型海洋细菌适应于低浓度营养的海水,因此分离培养海洋细菌忌用营养丰富的培养基。海洋中寡营养细菌在低营养环境条件下多呈球型,这样可以增加表面积与体积的比值,提高吸收营养物质的能力。处于此状态的细菌因能透过  $0.45\mu\text{m}$  的滤膜,因此被称为滤过性细菌或超微型细菌。许多细菌此时会丧失在培养基上生长的能力,但仍具有代谢活性,可称为活的非可培养状态。20 世纪 60 年代以来,美国学者 H. W. 詹纳施采用连续培养技术,在恒化器中研究海洋细菌对低营养的反应,对有机化合物吸收与利用,取得较接近于海洋中实际状况的成果。尽管如此,由于海洋寡营养细菌的分离、培养及鉴定较困难,并且它们生长慢、研究周期长,因而在较长一段时间内其研究发展并不快。近年来随着生物技术等许多新手段,如荧光抗体技术、放射自显影技术及聚合酶链反应和核酸杂交技术的应用,大大加快了低营养状态下海洋细菌的研究步伐。

(5) 趋化性与附着生长 绝大多数海洋细菌都具有运动能力,某些细菌还具有沿着某种化合物的浓度梯度而移动的能力,这一特点称为趋化性。海水营养物质虽然较为稀少,但海洋中各种固体表面和不同性质的界面上却吸附积聚着相对丰富的营养物质,从而为海洋细菌的生长繁殖提供较为优越的微环境。由于具有趋化性,细菌易于在营养水平低的情况下黏附到各种表面进行生长繁殖,营养物质缺乏时附着能力可不同程度地提高。细菌鞭毛及胞外黏多糖的有无和数量都影响细菌在非生物表面的附着。一般情况下,界面能和负电荷量小的表面易为细菌所附着,环境中营养物质浓度和水流冲击程度,也影响细菌的附着。通过附着表面生长繁殖,是海洋细菌适应环境条件变化的一种生存策略。某些专门附着于海洋植物体表面生活的细菌,称为附生植表细菌。海洋细菌附着生长的特性对于海洋生物和非生物固体表面膜的形成起着重要的作用,如海洋物体表面污着生物的形成,就是在这个基础上发展起来的。

(6) 发光性 少数几个海洋细菌属具发光的特性,这类细菌可从海水中或者从活的或死的海洋动物(如鱼虾)体表、消化道以及发光器官上分离到,为异养型海洋细菌。发光细菌只有在条件适宜时才能发光,并且在实验室保存不当或时间过长便丧失发光,它们一般在不含氯化钠的培养基上不生长,只有在含有  $2\% \sim 3\%$  的氯化钠的培养基上才能生长良好。生物发光是鉴定海洋发光细菌的主要特征,目前主要分为发光杆菌属(*Photobacterium*)和射光杆菌属(*Lucibacterium*)两个菌

属。关于海洋细菌发光的机制有两种观点:一种称为“荧光素酶说”,认为在发光细菌体内存在荧光素(luciferin),由于细菌产生一种所谓荧光素酶(luciferase)的作用,而使荧光素在体内发光;另一种称为“发光素学”,认为在活的发光细菌体内有一种发光物质,该物质被排出细胞后氧化发光。

除以上几种特性外,海洋细菌的多态性特点也是常见的,即在同一株细菌的纯培养中,往往可观察到多种形态的细胞。

## 5. 海洋细菌分布

海洋细菌在海洋中数量多、分布广,是海洋微生物中最重要的成员。海洋细菌种类和数量分布与海洋环境密切相关。其数量平面分布特点是:沿岸地区由于营养盐丰富,数量较多;随着离岸距离增大,细菌密度呈递减趋势;内湾和河口细菌密度最大。在细菌的垂直分布上,基本是随深度增加密度减小。在外海水域,表层海水中因含有大量的疏水性物质(碳氢化合物、脂类等有机物及一些无机物),海洋细菌数量相对较多;随深度增加、水温下降、压力增大,细菌密度逐渐减少,至水-底泥界面处又有所回升。在许多海区浅层水中,由于波浪和表面水流的作用破坏了垂直分层现象,使细菌在垂直分布上没有明显差别。底泥中由于含有相对多的养分,使得其中细菌密度一般较海水中大,泥土底质中的细菌密度一般高于沙土底质。采用传统培养方法,在每毫升近岸海水中一般可分离到 $10^2 \sim 10^3$ 个细菌菌落,有时超过 $10^5$ 个;而在每毫升深海海水中,有时却分离不出一个细菌菌落。在每克底泥中细菌数量一般在 $10^2 \sim 10^5$ 个之间,高的可达到 $10^5$ 个以上;在深达5m的海底淤泥中也可发现海洋细菌的踪迹。采用荧光显微计数法所测海水细菌密度比传统培养法的约高 $10^2 \sim 10^3$ 倍,一般为 $1 \times 10^6$ 个/ml。在海洋调查中,有时会发现某水层中的细菌数量剧增,出现不均匀的微分布现象。这主要是由于海水中有有机物质分布不均匀所引起,特别是由于浮游植物的爆发性生长(如赤潮),释放到海水中可作为营养物质的有机物增多,造成海洋细菌在某一深度出现一个密度高峰的现象。除有机物质外,季节风、海流、温度及盐度等环境因素也可造成海洋细菌在某海域形成密集化。

## 6. 海洋细菌间及与其他海洋生物间的相互关系

在海洋中,任何一种生物的周围环境中,都生存着其他生物。生物间的相互作用,构成非常复杂和多样化的关系。概括地讲,海洋细菌间及同其他海洋生物间既包括竞争、捕食关系,也包括共栖、互利、寄生、偏害和原始合作等共生关系。这种相互联系、相互依赖、相互制约、相互影响的关系,是在长期进化过程中形成和发展起来的,对增加生态系统的稳定性具有重要意义。

(1) 海洋细菌间及与其他海洋微生物的相互关系 海洋细菌相互间存在着非常复杂的关系。如厌氧条件下,海洋光合细菌利用环境中由硫酸盐还原菌还原硫



酸盐所产生的硫化氢作为供氢体,以硫酸盐还原菌氧化有机物所产生的  $\text{CO}_2$  作为碳源,进行光合作用,将  $\text{CO}_2$  还原成细胞物质,同时又将硫化氢氧化为硫酸盐,生成的硫酸盐及有机碳又可为硫酸盐还原菌所利用。二类细菌共存时均可产生更多的细胞物质,形成互利关系。亚硝酸盐细菌与硝酸盐细菌的协同作用,可将有机氮化合物分解后所产生的氨,有效地氧化成硝酸盐;在海洋中这两类细菌往往伴生在一起,对氮循环具有重要作用。海洋细菌间还广泛存在着拮抗关系。多种海洋细菌(如假单胞菌、弧菌等)在其生命活动过程中,能够产生抗菌物质,抑制对其分泌物敏感的其他细菌,这种现象同细菌相互间的空间和营养竞争密切相关。海洋蛭弧菌能够寄生裂解多种弧菌、气单胞菌、假单胞菌。海洋细菌同其他海洋微生物间相互关系也非常复杂。海洋细菌可被海洋病毒所寄生裂解,而海洋细菌也可通过释放胞外酶抵御海洋病毒的侵染,呈现一种相互拮抗关系。海洋细菌所产生的维生素,对某些海洋真菌(特别是藻状真菌)的生长具有积极作用。海洋细菌利用固氮蓝细菌所固定的氮,同时为蓝细菌提供光合作用必需的无机营养和生长因子,并形成缺氧的还原性环境,使蓝细菌的固氮作用得以正常进行。除病毒外,海洋细菌同其他海洋微生物间也广泛存在着拮抗关系。细菌所产的抗菌物质,能够抑制其他海洋微生物的生长。如生活在虾卵上的一种细菌(*Alteromonas* sp.)所产生的化学物质 isatin,具有抑制病原真菌的作用;而海洋放线菌、海洋真菌等也能产生抑制海洋细菌的物质。从空间角度来看,有些海洋细菌能够附着在其他微生物表面,甚至进入宿主细胞内,如在蓝细菌细胞表面可观察到大量共生的细菌。附着细菌同被附着微生物既能形成互利关系(如与固氮蓝细菌间),也可形成寄生关系,如一种类似蛭弧菌的海洋细菌能够寄生在与海绵共生的蓝细菌细胞壁同细胞膜之间,对宿主造成危害。

(2) 海洋细菌同海洋植物间相互关系 海洋细菌同海洋植物间相互关系非常密切。藻类在生长过程中,不断向外释放许多代谢产物,如脂、肽、糖类、维生素和毒素,以及生长抑制和促进因子等,在其周围形成一种独特的环境,其中聚集着大量的细菌。这些细菌能够有效地利用藻类所释放的有机物质生长繁殖;同时,海洋细菌又可将部分所摄取的有机物质经代谢后,以矿物或其他形式为藻类提供营养及必需的生长因子(如维生素)等。某些藻类处于无菌条件下,不能进行正常的变态,甚至无法存活。除协同作用外,海洋细菌同海洋植物间还普遍存在着拮抗关系。如藻类能够产生抑制细菌生长的抗生素类物质,而细菌也可以通过直接或间接作用抑制藻类生长,甚至裂解藻细胞。细菌还可以同藻类竞争环境中的无机营养,如磷等。另外,海洋细菌可被异养藻类(如夜光藻)所摄食,相互间形成捕食者-被捕食者的食物关系。海洋细菌能够附着在几乎所有海洋植物体表上,形成特殊的微生物区系。利用各种多糖类的细菌常是海藻体表的重要菌群,如褐藻酸降解菌是海带上的优势菌群。有的细菌甚至可以内生于海洋藻类,如甲藻细胞中,它们既可存在于藻细胞核中,也可存在于藻细胞质和细胞器中。藻菌相互关系已日益

被人们所重视。由于在海洋浮游植物爆发性增殖过程中,都有独特结构与功能的细菌菌落与之相伴,因此藻菌关系研究对于摸清赤潮发生机制和演替过程进而寻找防治途径,对于藻毒素产生机制的研究均有重要意义。藻菌相互关系,对于藻类,特别是大型经济藻类细菌性病害研究也是必不可少的。褐藻酸降解菌是海带藻体上正常微生物区系成员,但在条件改变下,这类细菌能够发展形成强烈降解褐藻酸钠和海带藻体的特殊优势菌群,限制了其他类群微生物的生存和发展,导致海带育苗系统中脱苗和烂苗。现已发现多种能够寄生侵染藻类的细菌。对于海洋生物代谢产物研究来说,藻菌关系也是非常重要的。附生于海藻体表上的细菌中,能够产生抗生素类物质的占有相当高的比例;与藻共生细菌能够产生诱导海洋无脊椎动物(如海星)幼体附着和变态的物质;与产毒藻共生细菌能在藻毒素产生过程中起着一定作用,甚至存在着可独立产毒的细菌。另外,藻菌关系研究对于海水养殖中饵料资源开发利用以及生态调控都具有重要意义。

(3) 海洋细菌与海洋动物间相互关系 同海洋植物一样,海洋动物同海洋细菌间共生关系也非常普遍。附生于海洋动物体表的细菌能够有效地利用宿主所释放出的营养物质;某些鱼类被细菌附着后,游泳速度获得提高。前面提及,虾卵表面共生的交替单胞菌能够产生抑制病原真菌的化学物质,而在无这种细菌的环境中卵则容易受到真菌的侵袭。除外共生外,海洋细菌还能生活于海洋动物体内,其相互关系更加密切。如船蛆能够有效地吸收利用共生于其消化道内细菌固氮及降解纤维素所产生的营养物质;共生于海底热泉附近动物体内的硫化细菌因能氧化硫化物进行有机物初级生产,维持了这类动物的生存;某些海洋动物利用其发光器官内发光细菌所发出的光用于捕食等活动,而发光细菌则可以从动物中获得营养,二者间具有一种互利共生关系。另外,海洋细菌同海洋动物,如原生动物间存在着捕食关系。某些海洋动物因能进行渗透营养(osmotrophs),所以有与细菌竞争溶解有机质的可能性。海洋细菌还可以同海洋动物进行空间竞争,如通过释放拮抗物质,抑制无脊椎动物幼体在固体表面的附着。海洋细菌同海洋动物相互关系研究具有重要意义。其中,研究最多的是海洋动物消化道中细菌的作用。通过溶菌酶作用,海洋动物能够消化吸收所摄入体内的细菌;栖居于消化道内的细菌能够形成特异的微生物区系(如弧菌等是海洋动物消化道中常见的细菌)。它们通过释放胞外酶(也包括由于动物溶菌作用所释放的酶)分解动物所吞食的、难以消化的有机物质,如几丁质等,产生氨基酸、维生素及其他营养物质供动物利用。实验发现,牡蛎(*Crassostrea virginica*)在无菌条件下,生长缓慢、变态困难及存活率很低。除提供营养外,动物肠道内正常细菌群落还能通过分泌抗菌物质等,抑制病原菌的侵入;或者其正常稳定的细菌群落利用排它性特点排斥病原菌,具有较强的抗干扰能力。海洋细菌在无脊椎动物幼虫的附着与变态过程中,具有促进及抑制的双重作用,因此对于水产养殖及海洋防污具有重要意义。目前发现共生于多种海洋动物体内的细菌能够产生具有应用价值的活性物质。另外,多种细菌能够寄生于海洋



动物体内外,常常引起寄主致病或死亡。如弧菌、气单胞菌(*Aeromonas*)等能够感染鱼、虾、蟹、贝等各种海水养殖动物,使养殖业遭受严重的经济损失。

### (三) 海洋放线菌

海洋放线菌是介于细菌与真菌之间的单细胞原核生物。放线菌菌丝细胞结构及生理特性与细菌基本相同,除枝动菌属(*Mycoplana*)细胞为  $G^-$  外,其余放线菌均为  $G^+$ 。大多数放线菌具有生长发育良好的菌丝体。根据菌丝形态和功能可分为营养菌丝(又称为基质菌丝或基内菌丝),气生菌丝和孢子丝三种。气生菌丝为营养菌丝发育到一定时期,长出培养基外并伸向空间的菌丝;当气生菌丝发育到一定程度,其上分化出可形成孢子的孢子丝。孢子直径、菌丝宽度与细菌中的球菌、杆菌相近。放线菌主要通过形成无性孢子的方式进行繁殖,也可借菌体断裂片段繁殖。

海洋放线菌在海洋中广泛分布,从近海到深海远洋都可找到它们的踪迹。海洋放线菌为异养菌,绝大多数是好气腐生菌,少数寄生菌是厌氧菌。海洋放线菌,特别是腐生菌,在海洋生态系物质循环中起着重要作用。由于具有代谢的多样性并能产生多种生物活性物质,尤其是抗生素,海洋放线菌在海洋药物开发利用领域具有巨大潜力。有的放线菌可感染海水养殖动物,如鱼类,给水产养殖业造成一定危害。在海洋中可分离到的种类有:灰色放线菌(*Actinomyces griseus*)、球孢放线菌(*A. globisporus*)、海洋诺卡氏菌(*Nocardia marina*)、大西洋诺卡氏菌(*N. atlantica*)、海分枝杆菌(*Mycobacterium marinum*)和嗜盐小单孢菌(*Micromonospora halophytica*)等。

### (四) 海洋蓝细菌

蓝细菌(*Cyanobacteria*)亦名蓝藻或蓝绿藻,含有光合色素——叶绿素 a,并含有蓝细菌所特有的、在光合作用中起辅助色素作用的藻胆素,进行产氧型光合作用;细胞核无核膜,亦无有丝分裂器,不能进行分裂,以裂殖为主;细胞壁由多黏复合物(肽聚糖)构成,含二氨基庚二酸,革兰氏染色阴性。由于此类生物具有原核细胞构造,在细胞学上类似细菌的性状比类似植物的性状多,所以现在趋向于将它们归属于原核微生物中。

蓝细菌形态差异极大,已知有球状或杆状的单细胞和丝状两种形体,许多种能不断地向细胞壁外分泌胶黏物质,将一群群细胞或丝状体结合在一起,形成胶团或胶鞘,特殊的细胞包括孢子(外生孢子、内生孢子及厚壁孢子)和异形胞。蓝细菌个体直径或宽度一般为  $3\sim 10\mu\text{m}$ 。细胞无鞭毛,许多蓝细菌丝状体呈现一种滑动的运动方式。

蓝细菌种类很多,有颤藻属(*Oscillatoria*)、鱼腥藻属(*Anabaena*)、黏球藻属(*Gloeocapsa*)、聚球菌属(*Synechococcus*)等。

海洋蓝细菌在海洋中广泛分布,它们能进行光合作用,是重要的初级生产者。多种海洋蓝细菌具有高效能的固氮作用,在海洋氮循环中发挥重要作用。

海洋蓝细菌可与某些海洋生物共生,如蓝细菌与海绵的共生;某些海洋蓝细菌是组成海洋地衣的种类;与硅藻共生的蓝细菌,由于有固氮作用,可增加硅藻的营养盐供应。蓝细菌还可能影响海洋无脊椎动物(如红鲍)幼虫的附着变态。有些蓝细菌可形成赤潮,对海洋环境造成危害。有些产毒蓝藻能够产生毒素。对虾误食这种藻,可引起血细胞肠炎。

## (五) 海洋真菌

### 1. 定义

海洋真菌是一类具有真核结构、能形成孢子、营腐生或寄生生活的海洋生物。通常为菌丝状或多细胞,只有酵母菌在发育阶段中有单细胞出现。营养方式除黏菌为摄食外,多为吸收式。许多真菌,具有像藻类那样多种多样的繁殖方式,既有产生无性孢子进行繁殖的,也有产生能运动的有性配子进行有性生殖的。一些来源于海洋的称为专性海洋真菌;另一些来源于陆地或淡水,但能在海洋环境中生长与繁殖者,称为兼性海洋真菌。

海洋真菌包括海洋酵母菌和海洋霉菌。海洋酵母呈圆形、卵形或椭圆形;内有细胞核、液泡和颗粒体物质,为单细胞真核生物;通常以芽殖为主,有的能产生子囊孢子;个体较大,约  $1.25 \sim 5.2 \mu\text{m} \times 2.5 \sim 15 \mu\text{m}$ ;生长适温通常为  $12^{\circ}\text{C}$  左右,最低可达  $2^{\circ}\text{C}$ 。海洋霉菌是生长在营养基质上能形成绒毛状,蜘蛛网状或絮状菌丝体的一类真菌,亦是海洋丝状真菌的通称。

### 2. 分类

关于真菌的分类位置,一直存在争议多年来人们把它划在植物界,但目前多数学者认为真菌应独立成界(kingdom mycota)。海洋真菌种类很少,仅为陆地的 1%,总共不超过 500 种。包括丝状高等海洋真菌 200 多种,海洋酵母菌类约 180 种,低等海洋藻状菌类(Phycomycetes)约 70 种。丝状真菌包括子囊菌类(Ascomycetes)、担子菌类(Basidiomycetes)和半知菌类(Deuteromycetes)等。海洋酵母菌也主要归属于上述三类中。藻状菌类大多属于水霉菌目、链壶菌目,以及霜霉菌目等。

### 3. 分布

海洋真菌广泛分布于海洋环境中,从潮间带高潮线或河口到深海,从浅海沙滩



到深海沉积物中都有它们的踪迹。海洋酵母菌适应海洋中控制生长因素(如渗透压、静水压、温度、酸碱度或氧张力等)的能力较强,因此在海滨、大洋及深海底质中都能分离到它们,但其数量较细菌少,在近岸水域中仅为细菌的1%;低等真菌可附生于浮游生物和动物体上,因而在大洋中也有分布;高等海洋真菌的生长要求适宜的基物作为栖生场所;因此多集中分布在沿岸海域,它们在海洋中不如细菌和酵母菌常见。由于海洋真菌营腐生或寄生生活,特别是许多海洋真菌有特定的寄主,所以其地理分布的特点是取决于寄主的地理分布范围。另外,海水中溶解氧浓度和海水温度也是影响海洋真菌生存与发展的重要因子。几乎所有真菌都可在小于海水中氯化钠浓度的条件下生长,因此耐盐性不能作为区分海洋真菌与陆地真菌的标志。

海洋真菌同海洋细菌一样,也存在嗜压和嗜冷的类型,如来源于水深超过500m海洋环境中的真菌,明显地具有适应高压、低温而生长的能力。甚至在水深5000多米深海,也发现了海洋真菌的踪迹。

有人对海洋真菌的分布特点进行了总结:随着盐度降低,水霉菌种类数目增加,但子囊菌类属种数目减少;热带水域比寒温带水域中海洋真菌种类多;随平均水温增高,木生真菌耐盐能力降低。

#### 4. 生态习性

大多数海洋真菌依赖栖住某种基物而生活,只有少数真菌不依赖基物而自由生活。根据海洋真菌的栖生习性可划分为如下几种生态类型:

(1) 木生真菌 木生真菌是能强烈地分解木材和其他纤维物质、数量最多的一类高等海洋真菌。由于木质在海岸和深海地区都是很普遍的基质,因此在海洋环境条件下,木生真菌也是丝状高等海洋真菌中分布最广的。它们在热带海域的分布较温带和极地广泛,在浅海环境中的分布较深海广泛。研究发现木生真菌通过横向的木质射线侵入木材,木生菌丝在木材细胞间果胶质中生长,通过所产生的活性酶(如纤维素酶、半纤维素酶和果胶酶等)等使植物细胞相互分离,使木材呈现海绵状结构(软腐病)。由于木生真菌的侵蚀活动(其中也包括同其他海洋生物,如海洋纤维素分解细菌和海洋钻孔生物的协同作用),使港口设施、防波堤及堰堤中的木质结构和其他纤维材料腐烂,造成严重的经济损失。在已知的100余种海洋木生真菌中,子囊菌类70多种,半知菌类约30种,担子菌类只有几种。

(2) 附生藻体真菌 在海洋真菌中,约有1/3的种与藻类有关系,其中以子囊菌类居多。目前大约有几十种子囊菌是海藻的寄生菌,其中可寄生在褐藻和红藻藻体上的各有十几种,但寄生在绿藻上的仅有数种,这可能同大多数绿藻寿命较短有关。子囊菌对藻体的寄生侵染可引起多种藻类病害。除子囊菌外,其他寄生藻体真菌也能对藻类构成危害,如腐霉菌可以侵染具有重要经济价值的紫菜,壶菌可对硅藻构成致命的危害。除寄生型外,真菌和藻类间还存在其他共生及腐生关系。

一些海洋真菌与特定海藻结合形成互惠共生的结合体,即为海洋地衣。其中真菌部分称为地衣型真菌,子囊菌是最普遍的地衣型真菌。生活于藻体上的真菌,利用海藻释放的营养物质,但对宿主无害的共栖现象在海洋环境中非常普遍。不同海藻的分布可直接影响同藻类相关真菌的分布,如在北大西洋的马尾海中,真菌的种类和数量都很少,也极少发现被真菌侵染的海藻,这是由于马尾藻(*Sargassum* spp.)具有抗菌作用的高分子量多酚类物质。一般说,腐烂海藻上酵母菌的数量要高于活藻体上和海水中的数量;由于褐藻分泌的酚类物质能抑制海洋真菌的生长,因此在其上附着的酵母菌数量显然低于附在红藻和绿藻藻体上的数量。

(3) 红树林真菌 红树是热带、亚热带潮间带盐泽地的挺水陆生植物。栖生在红树林的海洋真菌多半是腐生菌,其中有子囊菌类 20 余种,半知菌类约 20 种,担子菌类很少。浸在海水中的红树树干,枝条和根部的表皮被钻孔动物、风浪或人为损伤后,极易被真菌侵入而造成腐烂。但埋在泥中的根部,则不易受真菌侵害。海洋真菌能分解红树叶片,产生的有机碎屑营养水平很高,可作为浮游生物和底栖生物的食料,在形成以红树叶片开始的腐屑食物链中具有重要意义。

(4) 海草真菌 海草是生活在沿岸海区底部的有根开花植物。海草真菌数量较少。由于海草根中含有丹宁类抑制生物生长的物质,只有那些能抵抗这类物质的海洋真菌才能在海草根上适应生长,也使得栖居叶部的真菌较栖居根部者为多。某些海草能被真菌严重侵染,如网黏菌属真菌引起海草细胞的光合作用组织解体,使北美、欧洲沿岸的大叶藻场大面积衰退,造成了严重的后果。

(5) 寄生动物体真菌 此类真菌可寄生在动物外骨骼、壳等处。海洋真菌在分解动物体中的纤维素、甲壳素、蛋白质和碳酸钙等过程中起重要作用。低等海洋真菌是引起海洋鱼类和无脊椎动物病害的重要致病菌。如研究表明链壶菌(*Lagenidium* sp.)、镰刀菌(*Fusarium* sp.)是海产对虾真菌病的病原菌;绞扭伤壳菌(*Ostracoblabe implexa*)是欧洲属牡蛎壳病病原菌;霍氏鱼醉菌(*Ichthyophonus hoferi*)可使多种海产鱼类致病。

## (六) 其 他

除上述几种常见的几类海洋微生物外,海洋中还存在着(类)立克次氏体、(类)支原体及(类)衣原体等,能对海洋动物,如虾、贝等造成病害。

## 三、海洋微生物在海洋生态系中的作用

微生物是海洋环境中个体微小、数量最多、作用重要的一类生物。它们既是水体中有机质分解者,又是重要的生产者,以其多样化的代谢活动参与海洋中物质转化和分解过程。当海洋生态系的动态平衡遭受某种破坏时,海洋微生物以其敏感



的适应能力和极快的繁殖速度迅速形成异常微生物区系,积极参与氧化还原活动,调整和促进新动态平衡的形成和发展。因此,在海洋中物质循环、能量流动、环境自净及生态平衡等方面起着重要的作用。

## (一) 在海洋生态系统能流中的作用

### 1. 在海洋食物链中的作用

食物链本质上是生态系统的能流途径。在这一过程中,海洋微生物扮演着十分重要的角色。

海洋细菌是有机物质的分解者。海洋中很大一部分海洋植物不能被植食性动物所食用,只有在死亡后经细菌分解为碎屑后,才能被植食性动物所利用。海洋环境中存在大量的无生命有机颗粒(如浮游生物残骸和粪便颗粒)。细菌通过分泌的黏液状聚合物将细菌、微型食植者及这些无生命有机颗粒聚集成有机碎屑,即在生态学上具有重要意义的海洋雪(marine snow)。在此微生物小生境中,细菌通过胞外酶将有机颗粒分解为氨基酸及简单微小化合物等自身可利用的溶解有机质(DOM),使自身生物量增殖,同时也提高有机碎屑的营养价值。另外,细菌作用也使碎屑体积发生变化,更加有利于浮游动物的摄食。栖居于海洋动物消化道内的细菌也可以分解动物吞食却不能消化的有机物质,产生氨基酸及维生素等营养物质以供动物吸收利用。海洋细菌分解有机物质的终极产物,如氨、硝酸盐、磷酸盐以及二氧化碳等,都直接或间接地为海洋植物提供营养,在海洋无机营养再生过程中起着重要作用。

海洋微生物还是生产者。自养微生物是重要的初级生产者。在超微型浮游生物类群对初级生产力的贡献中,蓝细菌占有很大比重。在世界大多数海区,蓝细菌中聚球菌属对总初级生产力的贡献可达60%。除蓝细菌外,某些海洋细菌也具有光合作用的能力;海洋化能自养细菌能从氧化氨、硝酸盐、甲烷、分子氢和硫化氢中获得能量而增殖。如在海底热泉的特殊生态系中,硫化细菌十分丰富(密度可达 $10^6$ 个/ml),它们通过氧化硫化物和还原二氧化碳,进行有机物的初级生产,在深海生态系食物链中具有重要作用。海洋异养浮游细菌由于可以将光合作用过程中释放出来的浓度极低的溶解有机碳(DOC,如烃、氨基酸和有机酸等)同化成为数量巨大、营养丰富的颗粒有机碳(POC,即细菌本身),进而传递给原生动物、后生动物,由此,形成以异养浮游细菌为基础的摄食关系,即微生物食物环(microbial food loop)。所以,海洋异养浮游细菌可以被称为二次生产者。海洋异养细菌还可吸收其他来源DOM,如在有机碎屑中,细菌利用其分解的DOM进行二次生产。在此有机复合体中,实际上也包含着一个微生物食物环。上述生产者,既可为海洋生物等提供营养,又可在海洋的多元素循环中起重要作用。

海洋病毒、海洋放线菌与海洋真菌在海洋生态系食物链中也起着重要作用。

研究表明,海洋病毒可作为营养被异养鞭毛虫摄食。另外,海洋病毒可感染裂解细菌、蓝细菌以及真核藻类等,直接影响海洋初级生产力和次级生产力。被病毒感染的宿主细胞裂解后,大量细胞内含物及病毒自身溶解产物进入 DOC 库,重新加入到微生物食物环的物质循环中;病毒颗粒及溶出物可以作为黏剂促使有机复合体(碎屑)的形成;在此有机复合体内细菌为抵御病毒侵染而释放的胞外酶(如蛋白酶和核酸酶)可以加速有机碎屑降解及 DOM 的形成。总之,病毒可以作为海洋生态系统生物种群结构、生物量和生产力的重要调节因素,使系统内物质循环和能量流动更加多样化。海洋放线菌及真菌可产生蛋白酶、淀粉酶,几丁质酶、纤维素酶等,因此是有机物质的有效分解者。有机碎屑中,除细菌外,也存在着大量的放线菌及真菌。如海洋真菌同细菌协同作用,可将死亡后海洋植物分解为营养价值更高的有机碎屑,为植食性动物提供营养。海洋放线菌及真菌还参与无机营养物的再生过程,为海洋植物不断提供有效营养。海洋真菌,特别是海洋沉积物中的真菌菌丝体和酵母菌体,可以为海洋原生动物、底栖动物等提供饵料来源。

## 2. 在微型食物网能流中的作用

微型食物网是联系大量微细初级生产者与桡足类等浮游动物的重要营养结构,在海洋生态系统的能流和物质流中具有重要作用。海洋微生物因具有生产者及分解者的双重身份,在微型食物网中起着举足轻重的作用。除形成微生物食物环的基础环节外,在生态功能其他方面微生物也极富特殊性:微生物细胞极小( $0.2 \sim 0.6 \mu\text{m}$ ),是非沉降性 POC,对维持真光层群落生态平衡有重要作用;对贫营养条件适应力强,受光的限制小,因此微生物能在贫营养水域大量繁殖,在海洋中,特别是在贫营养的大洋区,形成以微生物为起点的食物链。

## (二) 在海洋生态系统物质循环中的作用

### 1. 在海洋碳循环中的作用

碳是生物体最重要的一种元素。二氧化碳循环包括  $\text{CO}_2$  的固定和  $\text{CO}_2$  的再生两个基本途径。海洋微生物既是生产者,又是分解者,参与有机碳生产、消费、传递、沉降和分解等所有过程,因此对海洋生态系的碳循环(图 1)具有独特作用。作为生产者,自养微生物通过光合作用等将碳从  $\text{CO}_2$  的形式转化为有机碳,参与二氧化碳循环的第一个途径。同时,自养微生物所固定的一部分有机碳(即 POC),通过原生动物摄食后,沿着食物链不断向前传递,最后被分解、氧化成  $\text{CO}_2$ ;其自身的呼吸作用也释放出  $\text{CO}_2$ ,参与二氧化碳循环的第二个途径。异养微生物既可以直接利用光合作用释放的 DOC;也可以作为分解者,通过分泌各种酶水解无生命有机碎屑(由有机碳沿食物链向前传递时所产生的海洋动植物残体及粪团所构成,其中含有蛋白质糖类、淀粉、纤维素、琼胶、褐藻酸以及甲壳类等含碳有机物质),再



利用其水解所产生的 DOC。异养微生物所吸收的 DOC(归根结底是由于  $\text{CO}_2$  固定所产生),部分用于生长(即形成可被原生动物摄食的 POC),部分用于呼吸消耗产生  $\text{CO}_2$ 。因此,异养微生物也积极地参与二氧化碳循环的两个基本途径。

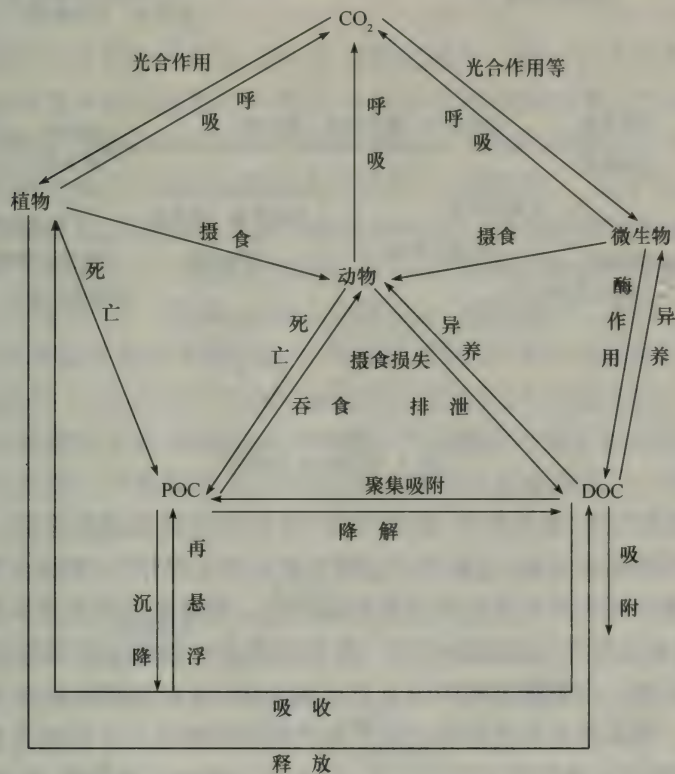


图 1 海洋中碳的循环

近十几年来,由于采集方法和观测技术,特别是微生物生物技术的进步,使海洋微生物在碳的海洋生物地球化学循环中的重要性被人们所认识。首先,自养微生物在进行初级生产时,可将大气中  $\text{CO}_2$  有效地固定为 POC。异养微生物可将大量 DOC 转化为 POC,是完成海洋中有机碳由溶解态向颗粒态转换,由非沉降态向沉降态传递的微生物食物环的形成基础。海洋微生物生物量占生命及非生命 POC 总量的 26%~62%,是重要的 POC 贮库,它们可以通过微型食物网进入主食物网。另外,异养微生物在对有机碎屑水解过程中,产生的胞外黏液会使碎屑聚集成更大的、沉降速度更快的颗粒物质。微生物还能附着在大粒度级的有机碎屑上。这些都使不易沉降的胶体粒度级的 POC(细菌本身)能很容易进入碳的垂直循环。这些都对于海洋生态系中碳由上层向深层的迁移过程具有重要意义。

2. 在海洋氮循环中的作用

氮素是核酸及蛋白质的主要成分,是构成生物体的必需元素。海洋中氮循环

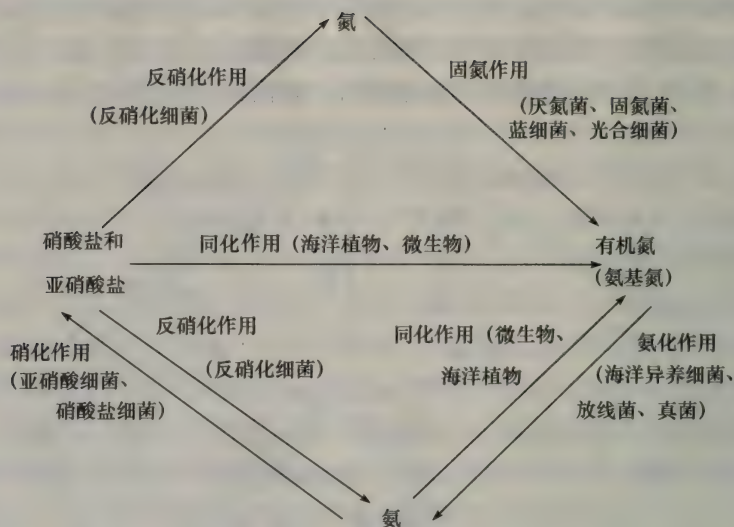


图2 海洋中氮的循环

(图2)包括固氮作用、氨化作用、硝化作用、吸收作用及反硝化作用。微生物参与海洋氮素循环的所有过程,并在每个过程中都起着主要作用,其综合作用的结果制约着海洋环境中可利用状态氮的动能平衡状况。海洋氮循环的基本途径与陆地相仿,但至今尚未在海洋中发现根瘤菌。海洋固氮微生物包括厌氧细菌、光合细菌、固氮菌和蓝细菌。固氮微生物中既有自生固氮的,也有与其他初级生产者或动物共生固氮的。固氮微生物在营养盐缺乏海区的有机物生产中扮演重要角色。通过固氮作用,固氮微生物吸收单质分子氮,结合成自身的含氮物质,并可能经矿化作用成为浮游植物等营养物质,使上述外来氮源迅速地加入海洋生态系统的氮循环库。微生物在含氮营养物质再矿化过程具有重要作用。海洋微生物中异养细菌能够液化明胶,也能够消化鱼蛋白、蛋白胨多肽、氨基酸、含硫蛋白和分解尿素等有机含氮化合物。它们通过分解有机氮化合物释出  $\text{NH}_4^+$  (氨化作用),以供海洋植物利用(在特定条件下,海洋细菌也会同化  $\text{NH}_4^+$ ),在混和层中,细菌通过氨化作用产生的氨态氮是再生生产力的重要物质基础。除细菌外,海洋真菌及放线菌也是蛋白质及其含氮衍生物重要的分解者。海洋病毒的裂解作用,可使胞内蛋白质、氨基酸释放到海水中,为含氮营养物质再生提供重要基物。海洋细菌还可将氨氧化为硝酸盐(硝化作用)。硝化过程主要由两类细菌分两个阶段进行,第一阶段是氨被氧化为亚硝酸盐,由亚硝酸细菌完成;第二阶段是亚硝酸盐被氧化为硝酸盐,由硝酸盐细菌完成。硝化细菌多集中分布于海洋沉积物中。在海水中,硝酸盐含量随着靠近沉积物的距离而逐渐增加,因此硝化作用在大陆架和近岸海域较为明显,海洋中硝酸盐主要是通过这一途径产生。硝酸盐可以作为营养成分被海洋植物和微生物同化。在厌氧条件下,硝酸盐可被还原成分子态氮(反硝化作用)。反硝化作用在



有机物来源丰富、溶解氧浓度低的内湾和河口海域较为强烈。反硝化细菌在一定条件下影响海洋中可利用状态的氮。具有反硝化功能的细菌主要有假单胞菌等。

3. 在海洋硫循环中的作用

硫是生物的重要营养元素,它是一些必需氨基酸、蛋白质、多糖和维生素 and 辅酶的成分。硫素循环可划分为分解作用,同化作用、无机硫的氧化作用和还原作用(图 3)。微生物参与硫素循环的各个过程,并在其中起很重要的作用。海洋微生物可将海洋环境中的有机硫化物降解成无机物(分解作用)。在有氧条件下,分解的最终产物是硫酸盐,以供海洋植物和微生物利用。某些异养细菌分解含硫蛋白质类物质时可产生硫化氢。硫酸盐和硫化氢,又可被海洋微生物利用,组成本身细胞物质(同化作用),海洋中细菌、真菌中均有同化功能的类群。海洋环境中的硫化氢、元素硫等无机硫可被海洋微生物(主要是硫化细菌)氧化成硫酸盐(无机硫氧化作用)。厌氧条件下,微生物可将硫酸盐还原成硫化氢(无机硫还原作用),如在有机物丰富的浅海嫌气水域,硫酸盐还原细菌还原硫酸盐产生大量硫化氢,对大片海湾和滩涂造成污染。这些硫化氢又可由各种硫化细菌逐步氧化,最终形成硫酸盐。

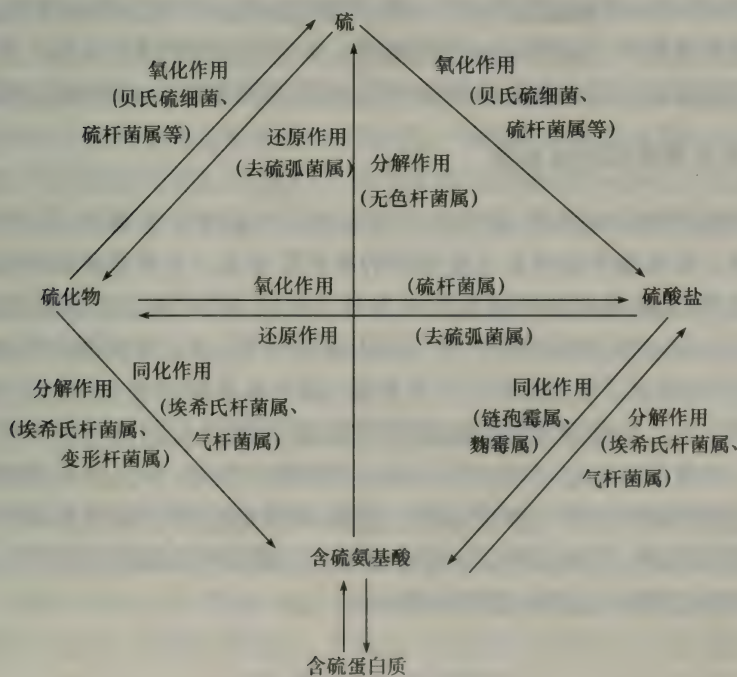


图 3 海洋中硫的循环

#### 4. 在海洋磷循环中的作用

微生物在海洋磷循环中的作用,特别是对海洋中性质稳定的有机磷化合物的矿化作用具有重要意义。海洋微生物分解海洋动植物残体及动物排出粪便等颗粒有机磷,形成可供植物利用的无机态磷酸盐。有些海洋细菌特有的高水平 的 5'-核苷酶可迅速水解 ATP 类的 5'-核苷酸,所还原生成的无机磷的量与浮游植物无机磷的吸收密切相关。磷也是海洋微生物繁殖和分解有机物过程所必需的因子。海洋细菌吸收消化可溶性有机磷酸为自身成分,再被摄食细菌的动物所消耗和矿化。另外,在缺氧沉积物中,细菌作用可将  $\text{Fe}^{3+}$  还原为易溶性的  $\text{Fe}^{2+}$ ,促使沉积物中磷酸盐转化为溶解态磷酸盐,从缺氧底质扩散到水质中。

#### 5. 在海洋其他元素和矿物质循环中的作用

海洋细菌能够把  $\text{Fe}^{3+}$  还原为易溶性的  $\text{Fe}^{2+}$ ,为藻类生长提供必需的铁元素。生长在浮游植物碎屑上的细菌能够改变铁和锰的氧化态,导致它们的沉淀。细菌和深海海底锰结核形成可能有关。某些无机化能营养细菌能从氧化铁的过程中获得能量,并导致铁的沉淀。碳酸钙是最重要的生物性沉淀物之一。在钙的形成过程中,海洋微生物也起着重要作用。如海洋微生物在对含氮有机物分解、硫酸盐还原及反硝化等过程中,均能引起碳酸盐沉淀,参与海洋沉积成岩作用。在海洋中微生物对有机物降解过程中能形成甲烷和氢,它们又可被某些自养细菌所氧化。

#### 6. 海洋中各元素循环的联系者

生物所需要的各种物质,在海洋生态系中并不是孤立地循环,而是相互联系、相互影响的。海洋微生物是各元素循环的有机联系者。自养微生物可同时参与多种元素的循环,如硫化细菌将硫化氢作为电子供体,将其氧化成硫酸盐获得能量,同时把二氧化碳还原成细胞物质,参与硫及碳的循环;硝化细菌氧化氨为硝酸盐获得能量,也同时吸收二氧化碳转化为有机碳,参与氮及碳循环;海洋光合细菌同时参与碳循环中的二氧化碳固定及硫循环中氧化作用,具有固氮功能的类群同时参与氮循环。异养微生物也可同时参与各生源要素的循环,如反硝化细菌参与氮循环中脱氮过程及碳循环中二氧化碳再生过程;微生物分解含硫蛋白质时可产生二氧化碳、氨及硫化氢,同时参与了海洋中碳循环、硫循环及氮循环;另外,微生物在分解有机物质过程中,还同时进行磷循环。

### 四、应用意义

海洋微生物学既是基础科学,又是应用科学。由于海洋微生物的生理及代谢类型多种多样,代谢活力强,因此具有广阔应用前景。



## (一) 海洋微生物与生物活性物质

由于环境的独特性,海洋生物可产生多种陆生生物所不具有的特殊活性物质。在过去十多年中已从海洋生物中分离到数百种有机化合物,其中近百种属世界上首次发现。海洋微生物即是活性物质的重要来源。由于许多微生物有易培养、繁殖快的特点,使源于海洋微生物的活性物质大规模工厂化生产具有可行性。

海洋微生物生物活性物质已成为海洋药物开发的重要内容。目前已从海洋细菌、海洋放线菌和海洋真菌中分离到一批具有抗肿瘤、抗病毒、抗菌、抗压、抗凝血等特点的活性物质。另外,过去认为是由海洋动植物所产生的化合物,如河豚毒素(TTX)、石房蛤毒素(STX)、海葵毒素等,其实可能都是由与之共生的微生物所产生的(现已分离到可独立产 TTX、STX 的海洋微生物)。许多海洋微生物活性物质化学结构独特,生理活性很强,因此具有广阔的药用前景。

酶在生物工程技术领域已得到广泛应用,海洋微生物也是它们的重要生产者。由于海洋微生物所产酶有可能是耐盐的,因此在工业中具有优势。海洋弧菌能产生胶原酶和多种蛋白酶。深海微生物在酶的开发方面具有重要意义。深海嗜压细菌可产生能被高静压力所活化的蛋白酶,具有特强的酶活性。海洋中嗜冷嗜碱微生物能产生蛋白酶、淀粉酶和脂肪酶,这些酶都具有耐受高 pH 值及在低温时酶活性特别强的独特性能。因此深海微生物所产酶在低温生物合成、医药品加工、食品处理和低温环境保护方面具有重要应用价值。深海超高温微生物(大多为嗜热古细菌)能够产生热稳定性酶,如嗜热古细菌激烈热球菌(*Pyrococcus furiosus*)可产生应用于聚合酶链反应(PCR)的热稳定性 DNA 聚合酶。在工业加工中,热稳定性酶优越性非常明显。

从嗜盐或耐盐细菌中可分离到细菌视紫红质和生物塑料,也是具有广阔应用前景的海洋产品。

## (二) 海洋微生物附着特性的应用

在海洋环境中,海洋细菌在物体表面的附着是其重要的生理特征之一,也是复杂的生物污着过程中的一个非常重要的步骤。在附着过程中,细菌首先黏附到浸入海水的物质表面并生长、繁殖,随后同附着的硅藻、真菌、原生动物以及有机碎屑和无机颗粒等形成一层微生物黏膜,然后是开始肉眼可见的大型生物附着。微生物黏膜对于无脊椎动物幼虫的附着变态具有重要意义。有的细菌能促进幼虫附着,从细菌培养物中分离得到的 L-多巴胺(L-DOPA)或它的氧化产物能够诱导牡蛎幼体附着与变态。目前,应用海洋细菌诱导牡蛎幼虫附着变态已用于生产。海洋蓝细菌也能诱导动物幼虫的附着变态。

海洋附着细菌研究除与水产养殖业密切相关外,还可应用于海洋工程设施的防污中。海洋污着生物附着生长在船底和海上工程设施的表面,对船舶航行增加阻力,堵塞管道、促使机械仪表及设备腐蚀等,给人类在海上的经济活动造成巨大的损失。微生物黏膜与大型生物附着有着密切关系。某些种类细菌能排斥污着生物的幼虫和孢子,进而阻碍大型生物的附着,具有一定的防污效果。利用细菌防污,还可保护海洋生态环境。由于微生物黏膜中的某些细菌(如硫酸盐还原菌和硫氧化杆菌)还能严重腐蚀金属,因此海洋附着细菌,对于金属腐蚀的研究也具有意义。

### (三) 海洋微生物与海洋污染治理

随着工农业的发展,海洋环境被污染的程度越来越严重。海洋污染物主要包括石油及其产品、重金属、农药、有机废物和生活污水等。在海洋生物对污染物的迁移、转化过程中,海洋微生物均发挥着重要作用。它们参与降解各种海洋污染物和毒物的过程,有助于保持海洋生态系的平衡和促进海洋自净能力。如排入海洋的大多数有机废物都可以为细菌所利用并分解为二氧化碳和水等,防止或减轻海区的富营养化;由于海洋细菌的拮抗和溶解作用,致使生活污水中的陆源致病菌迅速死亡;海洋微生物能够降解沉积于海洋沉积物中多氯联苯以及滴滴涕农药等卤代烃;海洋微生物还能够降解石油烃,清除海洋油污。

石油及其炼制品的污染是目前一种世界性的严重的海洋污染,对生态环境造成了极大的破坏。由于海洋微生物可有效地消除表面油膜和分解海水中溶解的石油烃,因此在清除海上油污时可发挥重要作用。从 20 世纪 70 年代起,世界各国相继开展了细菌降解石油的研究。由于疏水性控制细菌等对油珠的黏附,人们发现选育疏水性和降解能力均较强的菌种可达到提高链烷等含碳疏水性化合物生物降解效果的目的。近年来,人们采用生物工程技术培育出了具有降解原油中多种石油烃能力的超级石油降解菌。目前,应用微生物技术治理海洋油污的研究,作为发展环保的重要内容,已进入实用阶段。据报道,约有 70 多个属的海洋微生物能够直接降解(或辅氧化)一种或多种石油烃,其中细菌约 40 个属,霉菌和酵母菌各有约 20 个属。海洋石油降解菌在海洋环境中广泛分布,但油污水域的菌量大于非油污水域,且油污越重菌量越多。除能富集在海水表面的油膜上,石油降解菌还广泛分布于深海海底,现已从深海海泥中分离到许多耐苯的微生物,可以应用于重油的分解等。

近年来,由于工农业及生活污染日趋严重,沿海海水养殖规模不断扩大和由此引起的水体富营养化日趋加重等,使得赤潮,特别是有毒赤潮发生的频率和规模都有增大的趋势。赤潮已成为当前海洋的一大灾害,是对海洋的严重污染。化学防治虽可迅速有效地抑制赤潮,但所使用的化学药剂也给海洋带来新的污染。生物



防治因此日益受到人们的重视。在生物防治中,利用微生物治理赤潮具有独特的优越性。海洋微生物同浮游植物间有着十分复杂的相互关系。海洋环境中存在大量的通过释放有毒物质抑制藻细胞生长甚至直接裂解藻细胞的细菌,这些细菌还能够分泌胞外聚合物,如多糖等,有效地黏结大量藻细胞,促使藻细胞加速下沉及降解,起到加快赤潮消亡的作用;通过对有限营养的竞争,它能够影响赤潮的消长过程。除细菌外,海洋病毒也可侵染裂解藻细胞。另外,微生物还能有效降解有毒赤潮产生的藻毒素。所以利用微生物防治赤潮,可以使海洋环境保持稳定的生态平衡,具有广阔的应用前景。

#### (四) 海洋微生物与海水养殖中的生态调控

生物多样性和生物间相互作用关系是生态平衡的基础。养殖生态系须具备合理的结构,即在生态平衡的基础上,才能进行良性的物质循环和能量流动。但是如果人为强化生态系生物结构中的部分因子(主要是养殖对象),并削弱甚至排除在调节生态平衡中起重要作用的因子,简化生态系结构,则会切断物质循环路线,使物质循环受阻不畅,容易出现有机污染,恶化生态环境,从而刺激致病微生物大量繁殖,导致疾病流行。在自然生态环境,微生物多样性制约着病原的发展。因此在发展某种养殖动物初期阶段,疾病一般很少发生。但超越极限的养殖活动可破坏生态系中生物间相互依存、相互制约的内在联系。因此随着养殖时间的延续和生产规模的扩大,以及由于养殖模式自身的缺陷(如简化养殖生态系结构),使生态环境日益恶化,微生物多样性结构遭到破坏,诱发某些病原菌异常增殖。为了防止在养殖过程中日益增多的疾病出现,人们不得不加大药物用量及延长使用时间。局部环节短时间使用药物是可行的,也是必要的,但是决不能将药物引入整个养殖系统内。众所周知,生物间竞争与互助都是维持生态平衡不可缺少的手段,否则会导致生态平衡失调。而在养殖环境中滥用药物则良莠不分,许多有益的微生物也被消灭干净。因此,大量用药后水域中可出现暂时的“生物空白”现象,水域生产力下降,竞争消失,生态平衡遭到破坏,使环境呈不稳定的危险状态。其次,隐存分布于养殖动物体内外的某些病原,往往是药物洗劫后的幸存者,在消毒后的环境中它们将优先得到发展。另外,滥用药物还会损害养殖动物正常生长及产生抗药性菌系。还有某些病变为纯生理性疾病,药物防治根本无效。所以,以控制、预防病害为主的生态防治技术因能克服以上弊病而日益被人们所青睐。提倡发展生态调控防病技术以取代单纯依赖药物防治技术,其目的就是要保证养殖业发展建立在可持续发展的基础上,而养殖业可持续发展战略的关键问题是要使养殖水域变成具有防病功能的生态体系。

养殖生态系中微小生物群落具有结构的稳定性和功能的特异性,以微藻为基础的微生物群落显然不同于以动物为基础的微生物群落。如弧菌是海水养殖动物

体内外常见的微生物区系成员,但在微藻培育系统内却几乎找不到。实验发现,饵料微藻能够抑制养殖系统内弧菌发展,具有简单的生态调控作用。进一步研究表明,抗弧菌机制很可能是由于以微藻为基础的细菌群落优先占据有效空间,以其特有的排它性功能,限制外来弧菌生存与发展。研究弄清微藻及其相关细菌菌群组成和功能的特异性,藻-菌相互依存条件及藻菌混和体排斥弧菌机制等问题,筛选具有利藻、抗弧菌性能及其他有益功能菌株,利用菌群结构排它性和复原性特点,组建稳定的藻菌优化组合结构并强化其抗病功能及其他有益性能,可为生态调控防病技术在海水养殖中应用开辟新途径。将优质多效微藻引入养殖生态系中并控制其稳定繁殖,还可使系统内生物结构趋于合理并使其稳定性得到增强,在一定程度上弥补旧有养殖模式缺陷,促进物质循环和能量流动,为建立生态养殖模式作出贡献。

## (五) 其 他

除生态调控外,海洋微生物同藻类相互关系研究还可应用于海水养殖中饵料微藻资源开发中。海洋细菌既能为藻类生长提供营养和必需的生长因子,又能抑制藻类甚至可以裂解藻细胞。饵料微藻实际上是微藻与特定细菌的混合体,饵料微藻培育系统中所伴随的细菌类群特点可直接制约微藻生产的质量和成败。因此利用生物控制技术,排除培育系统内不利于藻细胞生长的细菌,筛选获得各种有益菌株(包括来自于非培育系统),对现有微藻同相关细菌进行优化组合,获得新型、优质微藻,把饵料微藻资源的研究推向更深层次的领域。众所周知,微生物是海洋生物的重要致病因子,因此海洋微生物技术对病原诊断及疾病防治等是必不可少的。如海洋微生物在研制防治海水养殖鱼类病毒病及细菌性病害的疫苗中可发挥重要作用,弧菌疫苗已在水产养殖中得到应用。蛭弧菌因具有侵染并裂解特定种类细菌的特点,因此在海水养殖细菌病害防治中也具有应用前景。海洋微生物还可直接应用于生物防治中。如国外有人采用拮抗弧菌的芽孢杆菌应用于对虾弧菌病的防治中,获得较好效果。生物防治同药物防治相比,具有明显的优势:①抗病菌株所产抗生类物质往往是新型的,病原菌不易产生抗药性;②可通过活的抗病菌所分泌胞外酶消化病原菌细胞壁外黏液及微生物膜,为抗生类物质顺利进入病原菌体内扫清障碍,提高杀菌效率;③同病原菌竞争营养;④同病原菌竞争空间位置。海洋微生物还可用于养殖水质净化中。海洋硝化细菌可把养殖水体中过量的毒性强的氨转变为毒性弱的硝酸盐,并可进一步经反硝化细菌的脱氮作用转变为无害的氮气。硝化及反硝化细菌是工厂化养殖中水质生物过滤系统的主体,有关微生物菌剂已商品化。海洋光合细菌因能把水域中的有机酸、硫化氢及氨等(残余有机物经异养菌分解后所产生)作为合成菌体的基质,因此也能发挥净化水质的作用。海洋光合细菌及某些海洋酵母菌体具有很高营养价值,还可直接作为养殖动物的



饵料。另外,利用海洋真菌加工麦麸、甘蔗渣、稻草等,制成廉价的微生物碎屑混合物,也可用作水产养殖中的饵料。利用海洋细菌发光特性可进行毒性快速检测。海洋磁细菌因具有独特的生化组成和结构,在生物工程技术,临床医药的研制及磁性材料的开发等领域具有重要应用价值。

## 第二节 海洋植物

### 一、海洋植物及其重要性

海洋植物是海洋生物的重要组成部分,包括孢子植物的海藻和种子植物的海草、红树林等。种类繁多,广泛地生长在寒带、温带、亚热带和热带海区。它们是海洋的初级生产者,不仅直接为人类提供了大量的食品、药品和工业原料,而且还起着改善环境、防止基质流失、过滤水体、为许多重要的经济动物提供栖居地等作用。地球表面的 71% 是海洋,因此海洋植物在全球食物链中的重要作用是不可替代的。

近年来,由于陆地资源过度开发及环境污染等原因,使得人们逐渐把目光转向了海洋,把海洋作为潜在的有机物质和能量的来源。海洋植物是进行这些重大研究的基础之一。

海藻是海洋植物的主要组成部分,它们和海洋中的种子植物(海草、红树、盐沼植物等),共同构成了特殊的海洋植物群落景观。

### 海洋植物的主要用途

#### 1. 食品工业的原料

海洋植物能食用的主要是海藻。特别是在中国具有悠久的历史,至少从公元初开始就一直把一些海藻作为食物。近年来,中国、日本和东南亚国家在海藻的增养殖及其利用等诸方面得到了较大的发展。食用的海藻种类非常多,绿藻类中的礁膜、浒苔和石莼和蕨藻等,特别是礁膜,是绿藻中食用价值最高的一种,体软味美,用作调味品。蕨藻在夏威夷和菲律宾也被制作成色拉出售,甚至作为烹调调味品。褐藻类食用海藻的种类较多,特别是海带目的裙带菜、海带和墨角藻目的鹿角菜,沿海各国家都广泛用作直接食物的来源,直接从自然界采获或人工养殖。近年来,大型海藻裙带菜也已经成为各国人民喜爱的食物,尤其是中国、日本和朝鲜半岛不断地扩大生产进行国内外贸易,带动了相关产业的发展。日本人民非常喜爱冈村枝管藻,它是褐藻门的一种,成了餐桌上的佳肴。红藻类可食用的种类和数量最多,紫菜、江蓠、麒麟菜、石花菜等在我国供食用已有相当长的一段历史,它们的人工养殖也已形成相当规模。尤其是美国、菲律宾的麒麟菜和非洲产的沙菜,中

国、印度和夏威夷的江蓠等等都是食用红藻。除了直接利用以外,这些海藻的提取物在食品工业上得到了广泛的应用,例如:海藻提取物用于防止冰糕和冰淇淋形成冰晶、巧克力奶糖、奶酪、布丁等的凝固剂;藻胶质也可用于糖浆、香肠、色拉调味品。

## 2. 药学工业的原料

我国药物文献《尔雅》记载着最早的一种药用海洋植物即海藻,该书著作年代约在公元前;以后《神农本草经》(大约公元 300 年左右),记载了中国和日本用海藻来治疗甲状腺肿大和其他腺体疾病。罗马人用海藻治愈伤口、烧伤和皮疹;英国人用紫菜预防长期航海中易得的坏血病,使用角叉菜治疗人体内部各种紊乱症。我国沿海渔民也经常利用一些海藻偏方治疗多种疾病。

从海人草和鹧鸪菜提取海人草酸,并研究其化学结构和临床应用驱蛔是 20 世纪 50 年代中期由日本科学家开始的。至今已知,从海藻中分离出来的大量化合物中,如糖类、含氮化合物、含卤萜类、酚类等,具有明显的各种类型的生物活性,对人类的疾病具有一定的疗效。

(1) 驱蛔藻 从红藻的海人草(*Digenea simplex*)中分离出两种脯氨酸的衍生物即 a-l 海人草酸和 a-d 海人草酸,具有驱蛔虫卵的药效。从鹧鸪菜(*Caloglossa leprieurii*)提取分离出的 a-海人酸亦有驱蛔虫的作用。从树状软骨藻(*Chondria armata*)中分离出软骨藻酸,此化合物的结构十分近似海人草酸,亦有驱蛔虫的作用。另外还有从红藻中的石花菜、刺盾藻、珊瑚藻、褐藻中心铁钉菜和绿藻中的松藻都有驱蛔虫的作用。

(2) 抗高血压 从海带中分离出碱性氨基酸。海带氨酸化合物能降低心跳和血压,并能使小肠、血管和气管的平滑肌松弛。从马尾藻的海蒿子中提取的化合物能降低血糖,而且它们的作用比动物胰岛素效果更稳定,用量少,并且还具有强心利尿作用。

(3) 抗凝血、抗高血脂和降低胆甾酸作用 褐藻类和红藻类都含有硫酸多糖,具有不同程度的抗凝血和抗高血脂活性。从褐藻类的墨角藻、裙带菜和马尾藻和网地藻中都含有褐藻糖胶,对人体的血液有抗凝血活性,其活性比肝素要高,无任何后遗症。褐藻酸和海带淀粉和红藻中普遍含有卡拉胶都含有不同程度的硫酸基,都有一定程度的抗凝血和抗高血脂功能。绿藻中扁浒苔、褐藻中海带和红藻中甘紫菜能降低血液中胆甾醇含量。从绿藻中的礁膜中分离出  $\beta$ -高甜菜碱,如甘氨酸甜菜碱,  $\gamma$ -丁基甜菜碱,其中  $\beta$ -高甜菜碱降低胆甾醇效果最好。

(4) 抗细菌和抗病毒 褐藻的海带,红藻的松节藻和纤细鸭毛藻的提取液对细菌有抑制作用,因为这些藻类中都含有溴代酚化合物。马锦文等(1984)对青岛地区采集的 60 种海藻的抗菌活性进行了试验,证明红藻类的凹顶藻和松节藻,褐藻类的海黍子、鼠尾藻的提取液抗菌活性最强,可能这与海藻含有卤和含酚的化



合物有关。

许多生物学家实验证明,海藻的许多种类都具有抗菌活性,因为藻体内含有卤代酮、溴化酚类、羟基苯醛、褐藻糖酸和萜类化物。海藻的含抗菌活性物质,其活性具有明显的季节性变化。一般而言,在藻体生长发育的旺盛季节,它们的活性最高,其他季节,活性最低。Hornesey 等(1974)报道主要 4 种类型海藻藻体抗菌物季节性变异的实验表明:①多管藻(*Polysiphonia* spp.)类型,全年有均匀的活性;②海带类型,冬季活性高;③网地藻类型,夏季的活性最高;④松节藻类型,春季活性为最高。

(5) 抗肿瘤 世界各国的生物学家都十分重视从海藻中提取抗肿瘤的活性物质,这是当前一个重要的研究课题。经过 20 多年的研究,发现蓝藻中的鞘丝藻、颤藻和栖居裂藻混合藻样中分离出的脱溴海兔毒毒素对淋巴细胞白血病有稳定抑制作用。微劳马尾藻、海葵子、鼠尾藻、海带、棕叶藻和凹顶藻等提取液含有半乳糖、葡萄糖醛酸、木糖、褐藻糖、甘露糖、硫酸基和邻醌结构的二萜化合物等活性物质,对各种类型的癌细胞具有抑制作用。从红藻中的江蓠提取的卡拉胶经酸水解得到的产物具有抗胃溃疡效果,但经酸过度水解的产物却有致癌效应,是动物试验的有效致癌物质。

红树是重要的经济作物。红树体中的提取物具有非常明显的药用价值。在热带地区,人们把它们的提取物用作止泻、治伤及祛毒的药物使用。

### 3. 工业原料

许多大型海藻被作为工业生产的原料,尤其是在食品工业和藻胶工业上发挥了重大作用。褐藻门中的海带、马尾藻是提取褐藻胶、甘露醇、碘和氯化钾等的主要原料。从海藻中提取钾碱、苏打和碘早就引起了工业界的关注。自法国在 17 世纪开始从海藻中提取钠盐和钾盐以来,这种方法已经在全世界许多国家得到应用,特别是当海藻碘提取方法突破后,使海藻工业得到了更大的发展。

藻胶提取物 藻胶是海藻,特别是红藻、褐藻的多糖提取物。此外,褐藻还能生产另一种藻胶——藻胶酸。由于藻胶具有非常特殊的性质,它在食品工业、医药工业得到了广泛的应用。同时还被广泛的应用于纺织、造纸和印染工业,甚至肥皂、洗发精、牙膏、修面膏、唇膏、农药、塑料、防火纤维和上光剂的增稠剂等方面都有它的身影。

海草叶片的木质素含量低,纤维素含量高,因而是优良的造纸原料。

红树也是重要工业原料(如:单宁、染料等)的来源。红茄冬的树皮含有约 37% 的单宁,这在皮革工业生产上十分有用。同时,它也是某些染料的重要来源,如用铜盐或铁盐处理,能从树皮中提出黄褐色、橄榄色或铁锈色的染料。

#### 4. 作饲料、肥料和燃料

大型海藻在饲料、肥料和燃料方面早为人类广泛利用。在第二次世界大战期间,曾一度被用作生产甲烷的原料。几百年来,沿海地区的人们一直采获着多种潮间和潮下带海藻用做饲料,特别是在中国和欧洲。直接作为饲料的藻类包括红皮藻、翅藻和海带等等。人们常采集海藻,干燥磨成粗粉后,直接用来喂养动物。

在欧洲和北美的海岸农场以及中国沿海岸的人民,把马尾藻等海藻一直用作绿肥。它可改良土壤结构,增加腐殖质和土壤的保水能力。海藻含钾盐,有利于根系作物。近年来,有关研究得知海藻体中含有能促进植物生长的物质如,生长素、生物碱等,有望作为潜在的肥料来源,特别是植物的叶面肥。

海藻用作燃料来源(甲烷)已经在沿海人民的生活中占有一席之地。在燃料不足的情况下,它们还可直接用作燃料使用。

干海草叶可以作饲料,某些种类的海草可以用做肥料。另外,红树叶子可用于饲养牲畜。目前,人们对盐池植物利用并不是很普遍。在温带海岸,一般用作燃料和饲养牲畜。

#### 5. 作建筑材料

红树可做木材,红树属和白骨壤属的木材密度大,干后木材坚硬,在热带地区主要用于制作屋椽、托梁、门窗框架、船龙骨、船桨等用品。

#### 6. 用于环境保护

海洋植物在环境保护方面的作用跟它们的生境和习性有关。海藻,特别是大型海藻,能作为某些营养盐元素的收集者,降低海水富营养化程度,某些种类还可用于指示环境污染状况。海草床和盐池植物可作为污水流的过滤系统和沉淀稳定器。红树在稳定陆地方面起着重要的作用。在热带和亚热带地区,人们习惯用红树林作为路基填土、遭破坏的岛屿和海岸线的固定树。

## 二、海洋植物多样性

海洋植物种类繁多,包括原核生物的蓝藻门和真核生物的红藻类、褐藻类、硅藻类、甲藻类、金藻类、绿藻类和海洋种子植物的海草和红树林等几部分组成,多种多样,形形色色。在植物界中,海藻类是属于孢子植物,亦即低等植物,它们含有叶绿素能利用光能,能进行光合作用,将无机物转变成有机物,同时放出氧气,是一类能独立生活的自养型生物。但是不开花,不结实,具有简单的生殖构造,是依靠孢子进行繁殖的无维管植物,故称孢子植物。它们与种子植物之间的主要区别是在繁殖过程中,只产生孢子或配子。而海草和红树都属于种子植物,具有一般高等植



物的结构特征,如:具有根、茎、叶的分化,能开花结果、产生种子等,另外还具有适宜于海水环境下生活的特殊结构,也是海洋生物学工作者研究的对象之一。

## (一) 海藻概述

海藻,顾名思义,是生活在海洋中的藻类,是一类海洋孢子植物。海藻类的分布极其广泛,在海洋中凡是潮湿的地带到阳光到达的水域都能找到它们的踪迹。它们的生活方式也是多种多样的,一般可分为下列两种类型:①浮游生活型:常见于单细胞和群体的浮游藻类,一般是属于较小型的海洋藻类,例如甲藻、硅藻、金藻等在海水游动的种类。②底栖附生生活型:常见于红藻、褐藻和绿藻,附生在基质或其他物体上。属于多细胞的大型海藻,它们的基部有固着器,能固着在水底基质上生活。另外,根据藻体繁殖后代的方式,也可分为一年生、多年生、丝状体过渡和休眠过渡等几种类型。

现在,人们习惯于把大型海洋藻类通常称为海藻,但就种类而言,微型海藻比大型海藻多。大型海藻都属于底栖海藻。浮游藻类绝大部分是小型种类。

在海洋环境中大型底栖藻类主要隶属于蓝藻门、红藻门、褐藻门和绿藻门。虽然海洋绿藻仅占绿藻的10%,其他绿藻大部分都生活在淡水中,但它们在海洋中也是非常重要的类群。红藻大多数生活在海洋中,只有少量红藻生活在淡水水体中。褐藻绝大多数是海洋种类,只有个别种类生活在淡水中。大多数红藻多见于温带、亚热带和热带水体中,而褐藻在较冷的温带水域更常见。

小型藻类几乎在所有门类的海藻中都有,个体虽然很小,但它们都是重要的初级生产者,特别重要的是硅藻、甲藻、金藻和蓝藻。硅藻、甲藻、金藻和蓝藻是单细胞或丝状体类型,多数浮游生活在海洋中。这些藻类在海洋富营养条件下,常常形成水华即赤潮,在多数情况下,这些水华是有毒的,破坏海洋生态环境和海洋生物的生长。

据估计,世界上蓝藻约2 000余种,红藻约有3 500余种,甲藻约1 200种,金藻约65种,海产硅藻约6 000种,褐藻约1 500种,海产绿藻约550种。

### 1. 海藻的主要特征

海藻的主要特征既指鉴别特征,包括细胞学特性、光合色素、贮存物质、细胞壁结构、组成成分以及鞭毛的类型和着生部位等。

(1) 细胞学特征 海藻都含有叶绿素a,能进行光合作用,并放出氧气,属于自养生物。蓝藻类具原核的细胞结构,与其他各门类海藻不同,缺乏诸如叶绿体、细胞核和线粒体等有膜包裹的细胞器。核糖体比较小,细胞壁由n-乙酰葡萄糖、n-乙酰胞壁酸、氨基酸和甘氨酸等物质组成,鞭毛成分亦和其他藻类不同。除蓝藻外的各门藻类都有典型的类囊体,质体的存在是真核藻类所独有的特征之一。

淀粉核是多种藻类叶绿体中特殊蛋白体,是淀粉合成的场所。淀粉核是许多藻类中常见的结构。在光学显微镜下,淀粉核为颗粒状结构。通常它们在质体中为无色区。线粒体在所有的真核藻类中是常见的,其嵴呈管状或盘状。除了伞藻属具有大的细胞核外,其他真核藻类的核通常比较小,一般直径约  $5\sim 10\mu\text{m}$ 。许多绿藻和红藻藻体都是多细胞和多核的。此外,还有些绿藻和金藻是多核体或单细胞多核的。甲藻门藻类的染色体经常凝聚在一起,因此在分裂时期很容易观察到。独特的有丝分裂(核分裂)和胞质分裂是藻类特有的。在同一藻类中,核分裂具有两种基本方式,闭合式和开放式,闭合式的核分裂在藻类中比较普遍,但在种子植物中不存在。液泡是真核藻类细胞的常见结构。在多核细胞藻类中液泡相当大。一般来说,海洋藻类液泡中不含有特殊的结晶。

(2) 光合色素 藻类一般含有叶绿素、类胡萝卜素和藻胆素等色素。蓝藻、红藻、褐藻和绿藻都是根据其体内含有的主要色素种类作为主要分类依据。

1) 叶绿素 在藻类中存在着几种叶绿素,包括所有真核植物和原核蓝藻所共有的叶绿素 a,还有多种其他叶绿素,成为区分不同门类海藻的一个主要指标,其中的叶绿素 b 存在于所有的绿藻门海藻中。

2) 类胡萝卜素 类胡萝卜素有两类:胡萝卜素和叶黄素。胡萝卜素是绿藻中所常见的,绿藻中还含有叶黄素和玉米黄素。褐藻和金藻含有墨角藻黄素。类胡萝卜素容易溶解在乙醚中,用色谱仪完全可以将它们分离出来。

3) 藻胆素 藻胆素类似叶绿素是线状四吡咯,但又和叶绿素不同,它没有镁和一个叶绿醇尾巴。藻胆素有两种类型:藻蓝蛋白和藻红蛋白。在蓝藻和红藻中都存在,这与它们在海洋中生活和生长的水深有关。因为不同的光透过海水的深度是不一样的。深水生长的红藻,含藻红蛋白高,吸收可能光谱的蓝光比浅水红藻多。藻红蛋白的含量和有效光间相互关系,和藻类生长的深度变化密切相关。

(3) 光合作用产物 在各个藻类门中都有若干特有类型的光合贮存物,主要是糖类和甘露醇。人们发现海藻中含有许多与高等植物不同的贮存物质,如:红藻多糖、褐藻昆布多糖、裸藻淀粉、金藻昆布糖及其一些多糖衍生物,因海藻类别不同,光合作用的贮存物亦不完全相同。

(4) 细胞壁的构造 蓝藻没有真正的细胞壁,由很多种黏多糖、黏肽和氨基糖聚合物组成,几乎没有脂多糖。而真核藻类细胞壁的基本成分是纤维素,亦含有一些多糖化合物,如绿藻类的细胞壁中含有木聚糖和甘露聚糖。纤维素聚合物通常为胶黏的晶状结构,胶粒又平行排列成微纤丝,纤维素微纤丝的构成形式可区分不同的藻类门类。

(5) 鞭毛 除蓝藻外,其他藻类中,鞭毛的类型数目和产生的位置是分类的主要标准之一。真核藻类中,鞭毛内部构造很一致,里面 2 条微管,外面 9 对微管共同支撑在细胞膜内。鞭毛表面有的光滑,有的具有单行细毛,数目不等。各门类海藻的某些种类在生活史的某一阶段,具有不同数量的侧生或端生的鞭毛。



## 2. 海藻的进化及生活史

(1) 藻类的进化 关于原核细胞向真核细胞的进化,长期以来,除了它们的细胞结构的差别之外,至今未找到中间类型的细胞来连接原核和真核细胞的进化证据。一般认为真核细胞的细胞器即叶绿体、线粒体、细胞核和鞭毛等是从原核细胞分化而逐渐进化而来的,现在真核细胞的细胞器可能是从蓝藻的祖先中逐渐进化成各自独立的几部分的结果。得到大多数现代生物学家公认和支持的共生论,认为细胞器是通过原核细胞的吸收开始的,能很好地解释很多进化的特征:解释了构成质体和线粒体膜的内膜(吸附细胞)和外膜(宿主细胞)的化学成分差异;阐明质体和线粒体特有的核糖体的大小不同(50~60s),与真核细胞的细胞质和细胞核中的核糖体 80s 和原核细胞中的核糖体 70s 之间的变异相类似的原因;线粒体和质体中有裸露的 DNA 束的出现,支持了细胞器是从吸收原核细胞进化而来的这个理论;从现存大量的内共生系统,可以推测回到原核细胞俘获的初期阶段。但还有很多问题,如鞭毛、细胞核组成及真核细胞生长、发育等(即叶绿体和线粒体的发育)的遗传控制演化无法解释。

(2) 藻类的系统发育 真核的藻类细胞早先可能由祖先的蓝藻共生进化而来。这些蓝藻祖先可能被吸收,并蜕变成没有鞭毛的真核原生生物的质体;另一方面真核的藻类细胞的祖先可以从一个蓝藻细胞逐渐进化衍生而来。总而言之,早期真核藻类细胞没有鞭毛只有单个类囊体组成的叶绿体,具有叶绿素 a,类胡萝卜素和藻胆素,都是简单的红藻细胞具有的。从这个原始生物开始向两个不同方向进化,一个是没有任何鞭毛构造的红藻门方向,另一个是朝着具有鞭毛的光合细胞的第二祖先方向进化,即隐藻门(具有藻胆素),因此,在真核藻类中,红藻门和隐藻门被认为是进化的末端。其余的真核藻类(没有藻胆素),向两条路线进化发展,一条是靠叶绿素 a 和叶绿素 c 发育和发展,以  $\beta$ -葡聚糖和类胡萝卜素为优势,以鞭毛构造和着生位置变化为特征的所谓褐藻趋势;另一条以叶绿素 a、b 和胡萝卜素发育和发展的绿藻门方向。裸藻门是从原生动物的祖先通过吸收绿藻细胞而进化的。甲藻类也是从一些异常原生动物的祖先通过俘获光合的金藻而进化来的。

## 3. 海藻的生活史

海藻的生活史比较复杂。其体细胞和核相的连续交替,绿藻门多数藻体都是单倍体,即藻体细胞只有一组染色体,如衣藻。但在石莼属的藻体有两个不同类形的藻体,即单倍体的配子体和双倍体的孢子体。褐藻门的生活史中则是两个双倍体的交替,如墨角藻属;大多数类群则是单倍体和双倍体交替出现,如海带目。

(1) 单倍体的配子体 单倍体的配子体在生活史中除双倍体合子外,染色体只有一组。合子进行减数分裂时,染色体减半成为单倍体,直接萌发成熟的藻体。如绿藻门的衣藻。

(2) 双倍体的孢子体 藻体的生活史中除了产生精子或卵或配子减数分裂产生单组染色体外,其余时期均具有两组染色体的藻体。如墨角藻目中的马尾藻。

(3) 双倍孢子体和单倍的配子体交替存在 在自然界中,双倍孢子体和单倍的配子体出现于生活史的不同时期,两者交替出现。通常两个时期都是独立生活。减数分裂发生在孢子囊中,单倍体孢子萌发产生一个单倍的配子体,配子体通过有丝分裂最后产生配子,配子融合产生合子,即孢子体的开端。配子体和孢子体可以是同形或异形的。如石莼、海带、石花菜等。

## 蓝藻门(Cyanophyta)

蓝藻是最原始的藻类,含有叶绿素  $\alpha$ 、 $\beta$ -胡萝卜素,蓝藻黄素,玉米黄素和藻胆素(c-藻红蛋白,c-藻蓝蛋白)。这群藻类,具有原核细胞的构造,在细胞学上更接近细菌,所以许多细菌学家认为这类藻类为“蓝细菌”,并且它能变换光合系统 II,使氧气释放给光合系统 I。其颜色主要是由于藻蓝蛋白而呈现出的蓝绿色。没有真正的细胞核膜的原核生物。色素散布在四周原生质中,未形成叶绿体。光合作用的贮存物为蓝藻淀粉。生殖细胞无鞭毛,主要靠无性繁殖,如细胞分裂、藻丝断裂和厚壁孢子、异形孢子、内生孢子、外生孢子、藻殖段等营养繁殖。

由于蓝藻细胞没有鞭毛,许多蓝藻丝状体的运动主要是依赖藻体的向前滑动。

蓝藻有单细胞、群体或丝状体。藻体由细胞壁和周围的胶质鞘组成。常常由于藻丝的某个营养细胞死亡,这个细胞形成隔盘,两个隔盘之间几个细胞的藻丝,称为藻殖段。蓝藻丝状体结构较为复杂,具有分支的丝状体有两种类型,即假分支和真分支。假分枝是藻丝在鞘内断裂,断裂的藻丝一端或另一端继续生长导致藻丝突出鞘外,而形成分支。蓝藻中特殊的细胞包括外生孢子、内生孢子、厚壁孢子和异形胞。异形胞使得蓝藻在有氧环境中能起到固氮作用。蓝藻主要分布于海洋和淡水环境中。

本门仅一个纲,即蓝藻纲(Cyanophyceae),这个纲的特征和蓝藻门相同。分为下列三个目:

### 1. 色球藻目(Chroococcales)

藻体为单细胞或群体,细胞球形、卵形、杆形或不定形群体。顶端和基部无极性分化。细胞彼此之间无原生质丝联系,也没有藻殖段和异形胞的形成。繁殖为细胞裂殖或断裂。

### 2. 管胞藻目(Chamaesiphonales)

藻体单细胞,群体或丝状体,细胞卵形或棒状,有极性分化为顶端和基部。繁殖是靠内生或外生孢子。附生在其他海藻上或石生。



3. 颤藻目 (Oscillatoriales)

藻体由匍匐部和直立部二倍分组成的异丝体,无藻殖段和异形胞。藻丝细胞大小一致。没有真分支。繁殖时不产生内生孢子或外生孢子。

红藻门(Rhodophyta)

红藻除少数是单细胞或群体外,大多数为多细胞的藻体,其中由简单的单列细胞或多列细胞的丝状体到圆柱状或膜状的藻体。色素体除含叶绿素 a、叶绿素 d、叶黄素及胡萝卜素外,还含有藻胆素,如藻红蛋白及藻蓝蛋白,因此藻体呈紫红、深红等颜色。红藻的贮存物是红藻淀粉,存于叶绿体之外,游离的细胞质中,这种物质和蓝藻的贮存物蓝藻淀粉十分相似。藻体有单轴或多轴型。具有无性和有性生殖两种方式。有性生殖为卵配,雌性生殖细胞为果胞,雄性生殖器管为精子囊。红藻的生活史中都有三种藻体,即孢子体、配子体及果孢子体。极大多数红藻的生长方式为顶端生长,也有居间生长的或分散生长的。其营养细胞一般只含一核,但有些种类在幼年时只含一核,老年时则有几个核。

红藻约 3 500 种,占大型海藻的绝大部分。大多数生长于海洋,只有很少的几种生长于淡水中。

红藻门划分为红毛菜纲 (Bangiophyceae) 和真红藻纲 (Florideophyceae) 两纲。下分 9 个目。

红藻门分纲检索表

- 1. 细胞具有星状色素体,光学显微镜下无纹孔连结 ..... 红毛菜纲 Bangiophyceae 2
- 1. 细胞具有盘状色素体,光学显微镜下具有纹孔连结 ..... 真红藻纲 Florideophyceae 4

1. 红毛菜纲 Bangiophyceae

藻体构造比较简单,单细胞、由单列细胞或多列细胞组成的丝状体、也有膜状体。每一个细胞内有一星状的色素体。其中有一淀粉核。生长方式一般为居间生长,一般无胞间联系(紫菜丝状体例外)。无性繁殖产生单孢子多数种类无有性生殖,个别目例外。多数海生,少数生于淡水,也有生长在潮湿地面上的。此纲常见的有 3 目,即紫球藻目 Porphyridiales、角毛藻目 Goniotrichales 和红毛菜目 Bangiales。

红毛菜纲分目检索表

- 1. 藻体为单细胞或群体 ..... 紫球藻目 Porphyridiales
- 1. 藻体为多细胞的丝状体或叶状体 ..... 2

2. 藻体为丝状体,在胶质鞘内彼此分离 ..... 角毛藻目 Goniotrichales  
 2. 藻体为丝状、盘状或叶状体,细胞不分离 ..... 红毛菜目 Bangiales

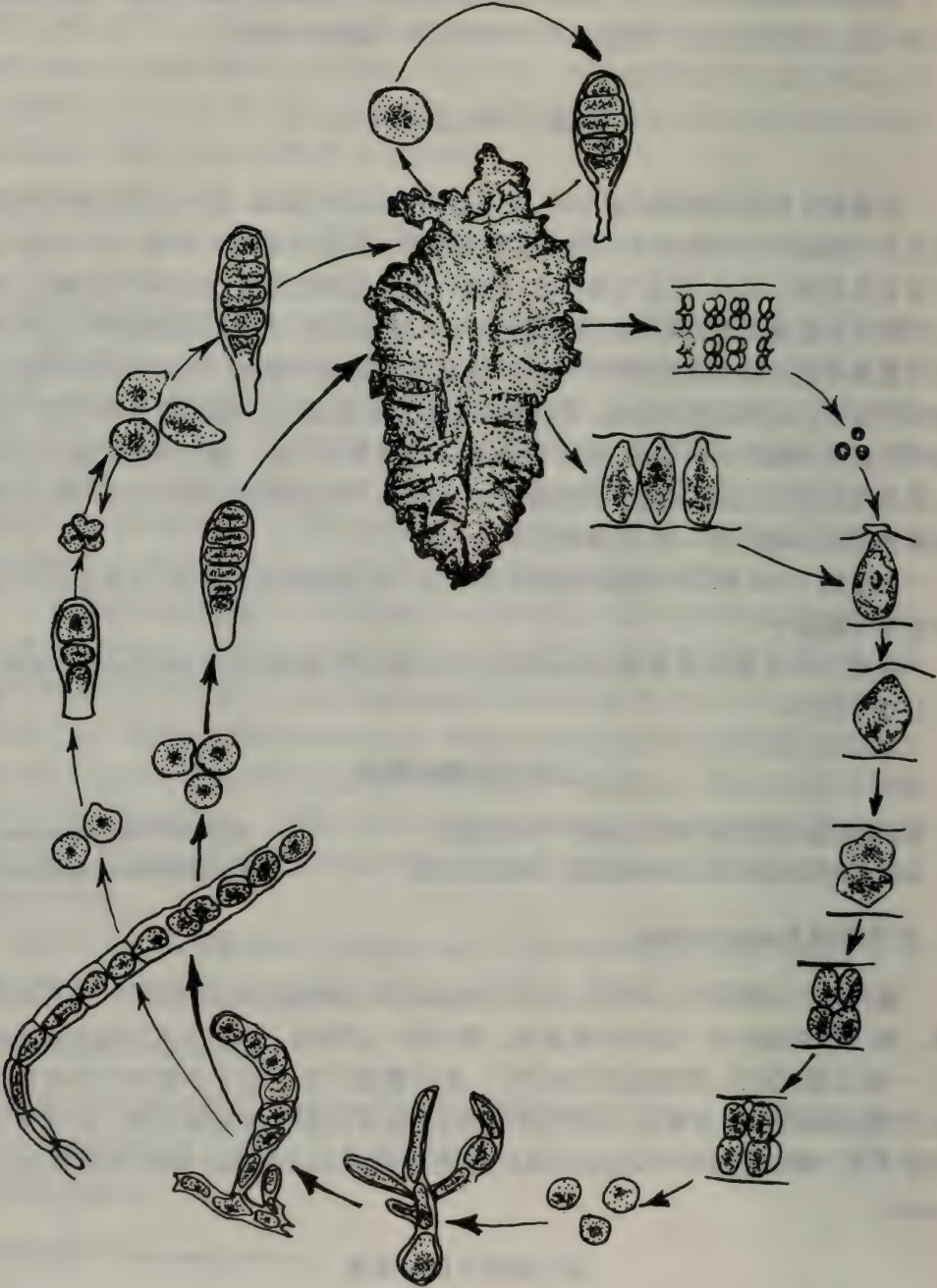


图4 紫菜生活史  
(引自曾呈奎、张德瑞,1955)



条斑紫菜 *Porphyra yezoensis* Ueda(图 4)。

藻体卵形或长卵形,鲜紫红或略带蓝色,一般高为 12~30cm,少数达 30cm 以上,宽 2.6cm,少数可达 12cm。基部圆形或心脏形。边缘有皱褶,边缘细胞平滑无锯齿。藻体厚约 35~45 $\mu$ m,单层。色素体单一,中位。生长假根丝的附着细胞呈卵形或长棒形。雌雄同株。淡黄色的精子囊群呈长条或长块状混杂在深紫红色的果孢子囊区域中而成花白条斑纹状。精子囊一般具 128 个,少数为 64 个精子,分裂式为♂  $A_4B_4C_8$  或♂  $A_2B_4C_8$ 。果孢子囊具 16 个果孢子,分裂式为♀  $A_2B_2C_4$ 。本种分布于黄海一带。紫菜属常见的有甘紫菜 *P. tenera*、条斑紫菜 *P. yezoensis*、坛紫菜 *P. haitanensis* 等。

## 2. 真红藻纲 Florideophyceae

藻体多数大型,形态为简单的丝状体到复杂的薄壁组织状结构,但多为丝状体。色素体星状、带形或盘状,个别星状含一个淀粉核或不含淀粉核。除了顶端细胞和生殖细胞外,营养细胞多核。藻体内部结构分为单轴和多轴型。顶端生长。一般都有有性的三相生活史。真红藻纲包括 6 个目,即海索面目 Nemalionales、石花菜目 Gelidiales、隐丝藻目 Cryptonemiales、杉藻目 Gigartinales、红皮藻目 Rhodomeniales 和仙菜目 Ceramiales。

### 真红藻纲分目检索表

- 1. 果孢子体直接由受精的果胞发育而形成,无辅助细胞 ..... 海索面目 Nemalionales
- 1. 果孢子体不是从受精的果胞融合的支持细胞就是从辅助细胞发育形成 ..... 2
- 2. 果孢子体从支持细胞发育而成 ..... 石花菜目 Gelidiales
- 2. 果孢子体从辅助细胞发育而成 ..... 3
- 3. 受精以后形成辅助细胞 ..... 仙菜目 Ceramiales
- 3. 受精以前形成辅助细胞 ..... 4
- 4. 辅助细胞顶生在二个细胞的丝体上 ..... 红皮藻目 Rhodomeniales
- 4. 辅助细胞着生在副丝体上或营养丝体之间 ..... 5
- 5. 辅助细胞产生在特殊的小枝上 ..... 隐丝藻目 Cryptonemiales
- 5. 辅助细胞是延长营养细胞 ..... 杉藻目 Gigartinales

石花菜 *Gelidium amansii* Lamx(图 5)

藻体扁平直立,丛生,4~5 次羽状分支,小枝对生或互生,各分支末端急尖,一般高 10~30cm。紫红色或棕红色。单轴型。皮层细胞间具有许多根样丝。四分孢子囊由末支形成,呈十字形分裂。精子囊及囊果亦由末支形成,后者两面突出,各有一小孔。果孢子囊为长棍棒形。石花菜为我国北方种类,分布于辽宁、河北、北京、江苏。浙江、福建及台湾北部,产于低潮带下 6~10m 深的海底岩石上。

真江蓠 *Gracilaria asiatica* Zhang et Xia(图 6)

藻体直立,单生或丛生,线形,圆柱状,高 30~50cm,基部具小盘状固着器,主

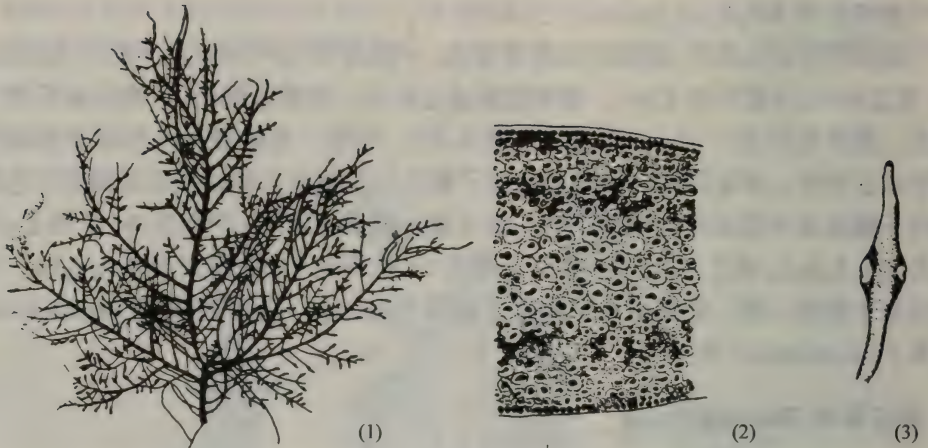


图5 石花菜

(1) 藻体外形; (2) 藻体横切面; (3) 囊果的外形

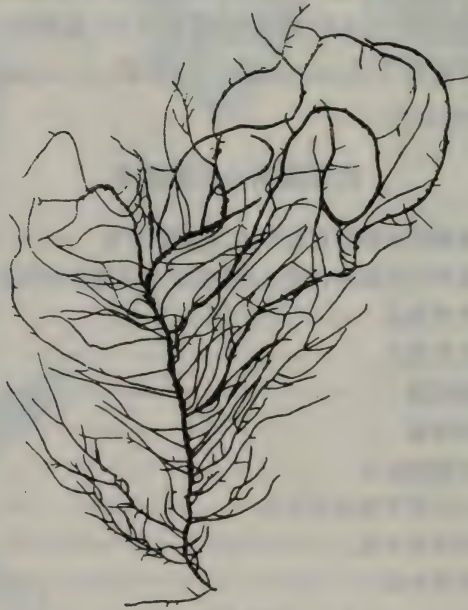


图6 真江藻藻体的外部形态

干及顶或否。1~4次分支。支多伸长,常被有短或长的小支,向各个方向不规则地互生、偏生或叉分;分支的基部常缢缩,支端渐细。紫褐色,有时略带绿紫色,干后变暗褐,藻体亚软骨质,干燥后不完全粘在纸上。藻体内部为大的薄壁细胞组成的髓部,细胞呈不规则圆形。皮层和髓部之间界限不明显。四分孢子囊呈十字形分裂,偶尔呈不规则四面锥形分裂。囊果近球形,明显地突出体表面,顶端有一囊孔。精子囊窠散生在藻体皮层中,深袋状。在我国分布很广,北起辽东半岛,南至



广东南澳岛,西至广西的防城港沿岸。

## 甲藻门 Pyrrophyta(图 7)

藻体多数为单细胞或各种不同形状的群体,少数为丝状体。它们为海洋浮游植物群落的主要类群的一部分。这个门大约有 130 个属,1 200 个种。其最主要特征是具有两条不相似的鞭毛。一条为横沟的环带上缠绕着,而另外一条则在后拖着。细胞壁由纤维素构成,色素体由叶绿素 a、叶绿素 c、叶黄素和胡萝卜素等色素构成。由于含有甲藻素,故藻体一般为黄褐色、红褐色或蓝绿色。贮藏物质为甲藻淀粉和脂肪。单核。生殖为细胞分裂或形成游孢子,有的也产生不动孢子。此门仅一纲,即甲藻纲 Pyrrophyceae,其分为两个亚纲,即纵裂甲藻亚纲 Desmodontae 和横裂甲藻亚纲 Dinokontae。

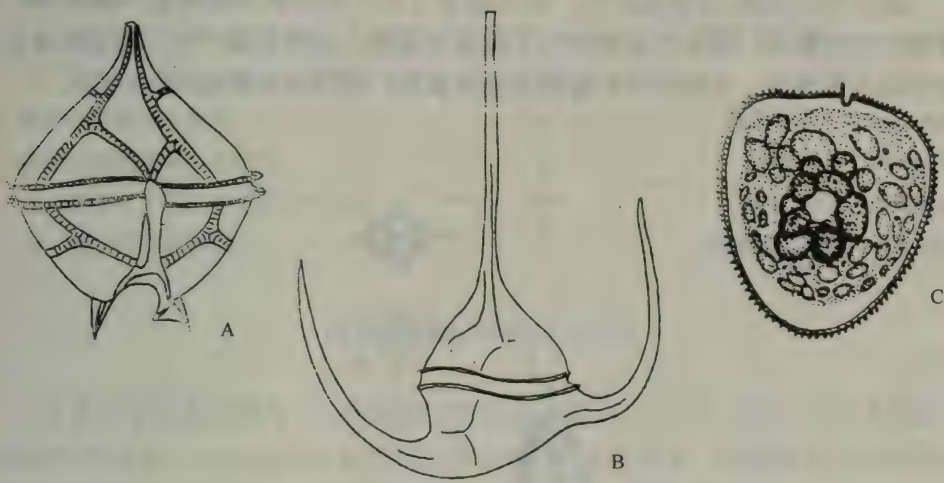


图 7 各种甲藻

A. 灰甲多甲藻; B. 三角甲藻; C. 小原甲藻

(引自郭玉洁 1993)

甲藻是引起赤潮或水华的主要类群。赤潮是否有毒,取决于引起赤潮的种类组成。夜光藻属、多甲藻属引起的赤潮无毒,而短裸甲藻 *Ptychodiscus brevis* 等种类引起的赤潮就有毒,因为这类甲藻含有甲藻毒素,可引起鱼类和无脊椎动物等死亡。

### 1. 纵裂甲藻亚纲 Desmodontae

细胞能游动,具有两条顶生或近顶生的鞭毛,一条向前,另一条和第一条成直角的平面上搏动。这纲划分成两个目,即纵裂甲藻目 Desmomonadales 和原甲藻目

Prorocentrales。

## 2. 横裂甲藻亚纲 Dinophyceae

包括了大多数单细胞、行自由生活的双鞭甲藻,分为8个目,即裸甲藻目 Gymnodiniales、两栖壳藻目 Amphiothales、单壳藻目 Kolkmitzielles、鳍藻目 Dinophysiales、多甲藻目 Peridiniales、根管甲藻目 Rhizodiniales、球甲藻目 Dinococcales 和丝甲藻目 Dinotrichales。其中裸甲藻目、多甲藻目和球甲藻目是海产目。本亚纲的主要特征是其运动细胞上鞭毛的排列。横鞭毛位于横沟中,而茸鞭毛却拖于细胞后,并位于纵沟中。两条鞭毛都是侧生的。

## 金藻门 Chrysophyta(图8)

藻体为单细胞,群体或丝状。有叶绿素  $\alpha$  和  $\beta$  类胡萝卜素和墨角藻黄素。叶绿体包含类囊体。海水种类游动孢子没有伸缩泡。细胞前端产生一条或两条长度相等或不等鞭毛。光合作用贮存物为金藻多糖。此门分为两纲,共七个目。

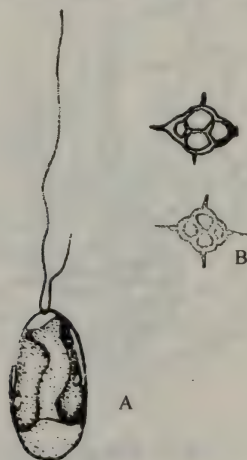


图8 两种金藻

A. 赭球藻; B. 小等刺硅鞭藻

(引自郭玉洁 1993)

## 1. 金藻纲 Chrysophyceae

单细胞或群体,具周质膜,能作变形运动,在细胞顶端有一条鞭毛。色素体1~2个,片状。有的在周质膜外面还具有硅质壁,也有的在细胞内有各种形状的硅质支架。繁殖产生1~2条鞭毛的游孢子或内壁孢子。此纲海产种类为5个目,即单鞭金藻目 Chromulinales、金囊藻目 Chrysocapsales、金球藻目 Chrysisphaerales、金枝藻目 Chrysotrichales 和硅鞭藻目 Dictyochaes。



2. 定鞭金藻纲 Haptophyceae

单细胞或群体,具周质膜,有两条等长的鞭毛,色素体两个,带状,有的细胞壁具有碳酸钙小片。生殖时细胞纵裂,或产生两条鞭毛的游孢子。此纲有两目,即等鞭金藻目 Isochrysidales 和定鞭金藻目 Prymnesiales。

海产金藻门分目检索表

1. 细胞顶端具有 1 条鞭毛 .....	2
1. 细胞顶端具有 2 条鞭毛 .....	6
2. 藻体为丝状,细胞圆柱形 .....	金枝藻目 Chrysolrichales
2. 藻体为单细胞或群体,形状各种各样 .....	3
3. 藻体有固定的周质膜或细胞壁 .....	单鞭金藻目 Chromulinales
3. 藻体没有固定的细胞壁或周质膜 .....	4
4. 细胞壁上有许多硅质鳞片,并有突出的针状刺 .....	金球藻目 Chrysosphaerales
4. 细胞(周质膜)上没有硅质鳞片和突出的针状物 .....	5
5. 营养体细胞没有鞭毛 .....	金囊藻目 Chrysocapsales
5. 营养体细胞具有一条鞭毛 .....	硅鞭藻目 Dictyochales
6. 细胞壁上有各种形状的钙质片 .....	定鞭金藻目 Prymnesiales
6. 细胞壁没有钙质片 .....	等鞭金藻目 Isochrysidales

硅藻门 Bacillariophyta

硅藻为单细胞或群体,其细胞壁由两瓣壳组成,即上壳和下壳。两壳重叠的边为环带,它是由二氧化硅和有机物果胶质组成,不含纤维素。细胞壁的强弱则依壁内的硅质成分多少而定。一般固着生活的底栖硅藻,其壁内的硅质成分较多,不受酸的影响。贮存物为 $\beta$ -葡聚糖,它和褐藻的褐藻淀粉相似。色素体由叶绿素 a、叶绿素 c 及硅藻素等色素组成,呈黄绿色或黄褐色。硅藻的繁殖一般为细胞分裂,其次是形成复大孢子或产生小孢子,在不良的环境下形成休眠孢子。

硅藻门约有 12 000 余种,在海洋环境中最重要的一个类群之一。按细胞的形状和花纹的不同,可分为两纲,即中心纲 Centricae 和羽纹纲 Pennatae。

1. 中心纲 Centricae

藻体单细胞或群体。细胞圆形,也有圆柱形,囊状、筒状或三角形等各种形状。但壳面为辐射对称的花纹,没有纵沟,不能运动。色素体多数,小盘状。大多数是海洋浮游种类。分为 3 个目,即圆筛藻目 Coscinodiscales、根管藻目 Rhizoleniales 和盒形藻目 Biddulphiales。

## 2. 羽纹纲 Pennatae

壳面花纹以面长轴为中线,两侧对称。壳面有或无纵沟,或只有拟沟,能运动。色素体片状,多数淡水产,也有海产种类,分为两目,即无沟目 Araphinales 和有沟目 Raphinales。

### 硅藻门分目检索表

- 1. 藻体多数圆形,顶面观为辐射对称的花纹 ..... 2
- 1. 藻体为舟形,顶面观以面长轴为中线,两侧对称 ..... 4
  - 2. 细胞长圆筒形,有许多间插带,一端延长成针状或长棘 ..... 根管藻目 Rizoleniales
  - 2. 单细胞圆盘状或盒形,没有间插带,一端不延长成针状或长棘 ..... 3
- 3. 单细胞圆盘形或短圆柱形,壳面圆形,扁平或向外凸形 ..... 圆筛藻目 Coscinodiscales
- 3. 单细胞盒形,壳面椭圆形或多角形 ..... 盒形藻目 Biddulphiales
  - 4. 单细胞,壳面无纵沟或只有拟沟 ..... 无沟藻目 Araphinales
  - 4. 单细胞,一个或两个壳面上具有纵沟 ..... 有沟藻目 Raphinales

## 褐藻门 Phaeophyta

褐藻门的藻体比较复杂,由单列细胞的丝状体,到具有类似根、茎、叶分化的树枝状藻体,其内部一般有表皮、皮层和髓部等组织的分化。色素体中除含有叶绿素 a、叶绿素 c、叶黄素、胡萝卜素外,还含有类胡萝卜素及藻褐素。光合作用产物为褐藻淀粉及甘露醇。无性繁殖产生游孢子和不动孢子,游动孢子都具有两条侧生不等长的鞭毛,有性繁殖的配子有同配、异配和卵配生殖。生活史除墨角藻目外都有孢子体和配子体世代,有同形或异形世代交替。

褐藻门中,除了几种淡水黑顶藻外,几乎全部都是海洋种类。

根据生活史、生长方式、藻体构造和色素体中有无淀粉核等特征为依据,褐藻门分为一个纲即褐藻纲 Phaeophyceae,13 个目。

### 褐藻门分目检索表

- 1. 藻体主要由单列细胞丝体组成,偶然多列,但不是伪薄壁组织构成 ..... 2
- 1. 藻体由薄壁组织或伪薄壁组织构成 ..... 3
  - 2. 藻体由单列细胞的丝状体组成 ..... 水云目 Ectocarpales
  - 2. 藻体由顶端为单列,基部为多列 ..... 线翼藻目 Tilopteridales
- 3. 毛基生长,毛非常明显,常常脱落 ..... 4
- 3. 顶端生长、居间生长或藻体各处生长。如果有毛,也不明显 ..... 8
  - 4. 藻体叶状至树枝状,酸性,死后变色 ..... 酸藻目 Desmarestiales
  - 4. 藻体皮壳状,球状或直立,亚顶端分生组织常常位于丝体的基部 ..... 5



5. 藻体皮壳状 .....	褐壳藻目 Ralfsiales
5. 藻体直立,球形或半球形 .....	6
6. 藻体薄壁组织 .....	毛头藻目 Sporochneales
6. 藻体伪薄壁组织 .....	7
7. 孢子体大,配子体小 .....	索藻目 Chordariales
7. 孢子体小,配子体大 .....	马鞭藻目 Cutleriales
8. 顶端生长 .....	9
8. 居间生长或藻体各处生长 .....	11
9. 藻体具分支,丝状,多管顶细胞特别明显 .....	黑顶藻 Sphacelariales
9. 藻体扁平或树枝状顶端生长或顶端一系列细胞生长 .....	10
10. 生殖器官着生在藻体表面 .....	网地藻目 Dictyotales
10. 生殖器官着生在生殖托内 .....	墨角藻目 Fucales
11. 藻体很大,具有类似叶片、叶柄和固着器的分化,内部组织分化成表皮皮层和髓部几部分 .....	海带目 Laminariales
11. 藻体不分化分成叶片、叶柄和固着器等的几部分 .....	12
12. 生殖细胞为单列的多室囊,不呈子囊堆 .....	萱藻目 Scytosiphonales
12. 生殖细胞为单室囊和多室囊,呈堆状 .....	网管藻目 Dictyosiphonales

## 1. 海带目 Laminariales(图 9)

本目藻类,一般均为大型的膜状体,单条或分支带状、圆柱状至平面状。有类似固着器、柄、叶片的分化,内部构造也较复杂。生长方式为居间生长,分生组织位于柄部和叶片间。无性繁殖产生单室孢子囊,由表皮细胞形成,生长在藻体的叶面或在特殊的孢子叶上,一般为群生,在孢子囊之间具有隔丝。孢子体大于配子体。配子体通常为微小的丝状体,因此有明显的异形世代交替。有性生殖为卵配。本目约有 4 科,即绳藻科 Chordaceae、海带科 Laminariaceae、巨藻科 Lessoniaceae 和翅藻科 Alariaceae。

海带 *Laminaria japonica* Aresch

孢子体一般长 2~4m,最长可达 5~6m,宽 20~30cm,最宽可达 50cm。褐色。固着假根分支,牢固地固着于基层上,向上伸出一条粗短圆柱形或扁圆形的柄部。柄上部为宽大的带状的叶片,革质,在叶片中央有两条平行纵走的浅沟,浅沟中间较厚的部分为中带部,其厚度约 2~5mm,中带部的两缘渐薄,且有波褶,叶片基部楔形,成熟阶段则为扁圆形。孢子体的幼龄期叶面平滑,叶片出现凹凸现象,成熟期叶面则平直宽厚。海带孢子体的柄和叶片均分三层组织,外层为表皮,其次为皮层,中央为髓部。生殖分为无性繁殖和有性繁殖。本种分布于黄海和东海。

裙带菜 *Underia pinnatifida* (Harv.) Suringar(图 10)

孢子体大型,外形很像芭蕉叶扇子,高 1~2m,宽 50~100cm,明显地分化为固着器、柄及叶片三部分。固着器为叉状分支的假根组成,假根的末端略粗大,以固

着在岩礁上,柄稍长,扁压,中间略隆起。叶片的中部从柄部伸长而来的中肋,两侧形成羽状裂片。叶面上有许多黑色小斑点,为黏液腺细胞向表层处的开口。内部构造与海带相似,成长的孢子体,在柄部的两侧,形成木耳状重叠褶皱的孢子叶,成熟时,在孢子叶上形成孢子囊。本种分布于辽东、山东和浙江沿岸。

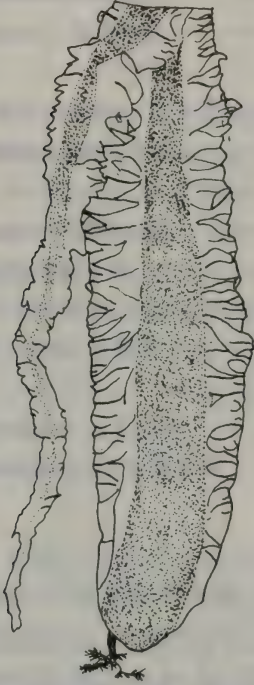


图9 海带

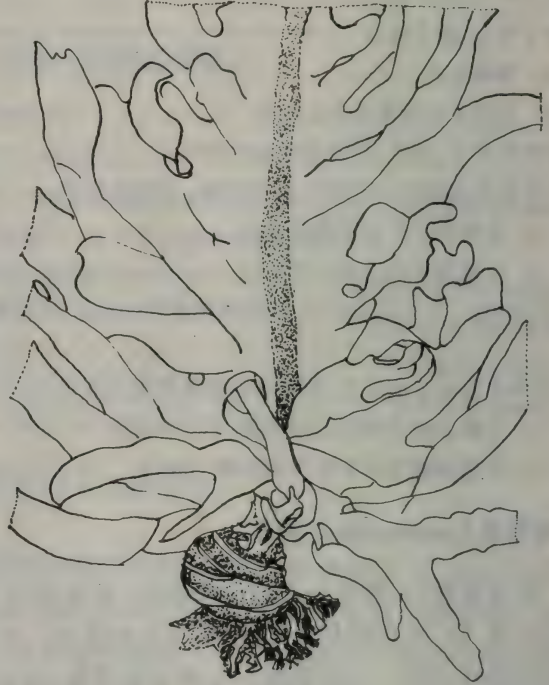


图10 裙带菜

## 2. 墨角藻目 Fucales

藻体为多年生的孢子体,二叉式分支,枝向一方或四方辐射生长。有表皮、皮层、髓部及气囊等分化。顶端生长。在生活史中,无配子体世代存在。成熟时,经减数分裂,由孢子体上直接产生精子和卵。精子囊和卵囊生在生殖托上特殊构造的生殖窝里。本目种类很多,本目分为三个科:①墨角藻科 Fucaceae;②囊链藻科 Cystoseiraceae;③马尾藻科 Sargassaceae。

鹿角菜 *Sileetia siliquosa* [Tseng et C. F. Chang Serrao, cho, Boo et Brawley (图 11)]

藻体新鲜时黄橄榄色,干燥后变黑色,软骨质,高达 14cm。固着器为圆锥状。柄部亚圆柱形,甚短,自其上叉状分支 2~8 次。生长在隐蔽而浪小处的分支较繁多,在显露而浪大处则分支简单而稀少。藻体的下部叉状分支较为规则,分支的角度也较宽,而上部分支的角度则较狭,双叉分支不等长,上部的节间比下部的长。





图 11 鹿角菜生活史  
(引自曾呈奎、张峻甫 1953 年的原图)

雌雄同株。生殖托具明显的柄,在春夏季节,生殖托的顶端常有长短不同的具有生长能力的细枝,有时枝上又另生一正常的生殖托。此时期的生殖托为纺锤形;到了秋季,生殖托上失去具有生长能力的尖枝,变为圆柱状或棍棒状,顶端截形。成熟的生殖托为长角果形,表面有显著的结节状突起,较普通的分支粗。卵囊内含有两个纵分或略为斜分的卵,有时也偶有二卵横分或分裂为四个卵的情况。精子囊生于窝壁的分支上,每个枝上常有两三个精子囊,旁生隔丝。分布于黄海沿岸。

## 绿藻门 Chlorophyta

绿藻门的藻体呈墨绿色或草绿色,叶绿体中色素与高等植物相似,含有叶绿素 a、叶绿素 b、 $\alpha$ -胡萝卜素、 $\beta$ -胡萝卜素及叶黄素。多数具有淀粉核。光合作用的产物是淀粉。细胞壁多数含有纤维素及果胶。运动细胞是游孢子和配子,一般有 2 条或 4 条鞭毛,少数为多条,通常生于藻体的前端。鞭毛长短相等,一般为茸毛鞭型。

繁殖方式有营养繁殖、无性繁殖及有性生殖。在各目中,有性生殖是沿着同配生殖向卵配生殖的路线进化的。

绿藻的藻体大小不一,微小的种类则占多数。有球形、梨形、多角形、群体、丝状、片状、管状、囊状、扇状、伞状、树状和膜状体等,单条或分支,单核或多核。少数

种类在果胶质外还有一层不溶解的几丁质或者胍胍质或者石灰质等。绿藻的叶绿体形状不一,有杯形的、星形的、片状的、环带形、网状等。

根据形态、构造和生殖等的差别,绿藻门现分为两纲即绿藻纲 Chlorophyceae 和接合藻纲 Conjugatophyceae,但只有前者具有海产的种类。

绿藻纲 Chlorophyceae

藻体单细胞、群体、丝状体、膜状体、异丝体或管状体。细胞单核或多核。叶绿体星形、片状、环形、网状或小盘状。游动的藻体或生殖细胞具有等长的鞭毛,一般 2 或 4 条,少数为多条。无性繁殖产生游孢子、不动孢子或厚壁孢子;有性生殖为同配或异配,少数为卵配生殖。

绿藻纲海藻主要分为以下 9 个目:团藻目 Volvocales、四孢藻目 Tetrasporales、丝藻目 Ulotrichales、石莼目 Ulvales、溪菜目 Prasiolales、刚毛藻目 Cladophorales、管枝藻目 Siphonocladales 和绒枝藻目 Dasycladales、松藻目 Codiales。

海产绿藻纲目的检索表

1. 藻体是单细胞或群体 .....	2
1. 藻体丝状,管状或膜状 .....	3
2. 藻体在营养体时期,能自由游动 .....	团藻目 Volvocales
2. 藻体在营养时期不能游动 .....	四孢藻目 Tetrasporales
3. 细胞较小,单核 .....	4
3. 细胞较大,多核 .....	5
4. 藻体不分支或分支的丝状体 .....	丝藻目 Ulotrichales
4. 藻体膜状或管状,单层或双层 .....	石莼目 Ulvales
5. 藻体为多细胞多核体 .....	6
5. 藻体单细胞多核体 .....	8
6. 叶绿体盘状,双倍体的生活史,细胞分裂以胶质分裂连续或不连续 .....	
.....	管枝藻目 Siphonocladales
6. 叶绿体网状,单倍体的生活史,细胞分裂不是胞质分裂 .....	7
7. 叶绿体不连续网状,游动孢子囊或配子囊没有盖 .....	刚毛藻 Cladophrales
7. 叶绿体沿细胞壁排列,具孔而连续,游动孢子囊或配子囊具有盖 ...	顶管藻目 Acrosiphonales
8. 藻体分支轮生辐射对称,营养期体细胞单核,只在生殖期为多核 .....	
.....	绒枝藻目 Dasycladales
8. 藻体非辐射状,不对称分支,营养期细胞多核 .....	松藻目 Codiales

1. 团藻目 Volvocales

藻体为单细胞或多细胞的群体,除少数外,营养细胞和生殖细胞均有鞭毛,能游动。群体细胞数目上二的倍数,排列成盘状、球状等一定的形状。细胞含单核,叶绿体多数为杯形,少数为片状或星形,具有一至数个淀粉核。无性生殖时,产生游孢子或子群体。有性生殖为同配、异配或卵配。本目海产有两个科,即衣藻科



Chlamydomonadaceae 和盐藻科 Polyblepharidaceae。

杜氏藻属 *Dunaliella* Teodoresco

藻体单细胞,具有两条等长的鞭毛,顶生于藻体的前端,比藻体约长 1/3。叶绿体杯形,近基部有一个较大的淀粉核。有一个大的眼点,位于藻体的上部。但形状变化不一。我国沿岸习见种类为盐生杜氏藻 *Dunaliella salina* (Dunal) Teod.。

## 2. 石莼目 Ulvales

细胞含单核,叶绿体侧生,片状,含淀粉核,膜状体、管状体或中实的圆柱状。无性生殖产生具有 4 条鞭毛的游孢子。有性生殖产生具有两条鞭毛的配子,同配或异配。常见的有两科,即礁膜科 Monostromaceae 和石莼科 Ulvaceae。

石莼 *Ulva lactuca* L. (图 12)

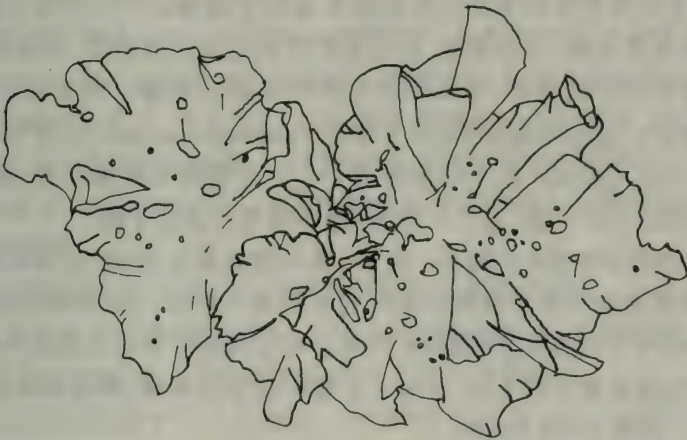


图 12 石莼藻体外形  
(引自曾呈奎等 1963)

藻体为多细胞膜状体,具有两层细胞。基部的固着器由营养细胞向下延伸的假根丝组成。藻体黄绿色,高 10~30cm,可达 40cm。体近似卵形,边缘常略有波状,或呈宽广的叶片状。体厚在 45 $\mu$ m 上下,细胞的切面观为亚方形。广分布于东海和南海。

## (二) 海 草

海草是生活于热带和温带海域浅水的单子叶植物,暖温带海域主要有大叶藻 *Zostera*、虾形藻 *Phyllospadix*, 热带、亚热带海区有聚伞藻 *Posidonia* 等。海草的一个重要的特性是常期适应海洋环境。

海草在热带生长最为繁盛,其分布中心有两个大区,即太平洋地区和加勒比海。海草普遍生长在珊瑚礁的潟湖和大陆架的浅水里。海草在全世界分布十分普遍。

## 海藻的重要作用

海草作为海洋环境中的一个组成部分,在海洋生态系统中具有重要的作用。主要体现如下:①海草作为沉积物的捕获者,起着稳定底泥沉积物的作用,并改善了水的透明度;②海草群落是初级生产者,具有很高的生产率;③海草是许多动物的饵料;一些小虾和小鱼利用海草及其相关的藻类作为它们的初级营养源;④海草群落为许多动物种类提供了重要的栖息地和隐蔽保护场所;⑤海草对附着者是重要的基质;⑥海草从海水和底质沉淀物表面搬运养分的效率很高。

海草通常具有较厚而多肉质的根而不像陆生植物的纤维质根,茎比较短。叶片扁平,或扁压呈带状,十分柔软,因而它们能经受海水的运动,仍保持直立。花小而呈白色,着生于叶的基部,花药和花柱及柱头伸出花瓣。通常花粉释放呈胶状团,由水流携带。花粉粒细长形(眼子菜科 Potamogetonaceae)或者为球形(水鳖科 Hydrocharitaceae),排成一串念珠状的链子。大多数海草雌雄异株,而极少数雌雄同株的属表现出子房早熟(如大叶藻属、异叶藻属和喜盐草属)。

海草种间的内部结构是相当一致的,属典型的水生植物(沉水植物)。全部海草的叶片、短枝和根有水生植物所共同具有的通气组织。这种特化的薄壁组织是由一个规则排列气道或腔隙构成的,有助于叶子的漂浮和遍及植物体的气体交换。

现已知的海草属于沼生目,分属于水鳖科的喜盐草属、海鳔草属和海菖蒲属等和眼子菜科。约有 12 属 50 种。

## (三) 盐沼植物

盐沼植物有重要的经济价值,是饲养多种无脊椎动物和鱼类的繁殖场所,主要生长在温带和暖温带海区的沼泽地。盐沼植物群落增加木质化程度;表皮,内皮层和维管束非常发达;叶子的结构发生了变化,多数变成厚而多汁。单子叶植物的米草 *Spartina* 和灯心草 *Juncus* 和双子叶的海马齿 *Sesuvium* 和盐角草 *Salicornia* 亦是常见的代表,它们的叶都有一层较厚而连续的角质层,外表呈灰色至淡绿色。以灯心草为例,它的叶为管状,汁多,肉质,因其中央有发达的海绵组织,肉有许多通气道,即通气腔隙。维管束大多排列在叶的边缘。大量的厚壁组织束,即纤维束排列在栅栏组织层中,这是叶片周围区域的特征。内陷的气孔排列成行。



## 盐沼植物的重要作用

盐沼植物具有四方面的重要作用:①盐沼生植物具有较繁复的根系使沿海岸土壤加固而稳定下来;②盐沼植物群落是许多动物生长发育的栖息地,尤其是无脊椎动物和浅海鱼类从中得到营养;③盐沼植物能产生大量的有机物,它们的叶能溶解有机碳和产生泥炭和碎屑;④盐沼植物能过滤有机废物,随着污水淤泥的增加而促使盐沼植物的生长和发育。

### (四) 红 树 林

红树林主要生长在热带、亚热带海区的潮间带上部至潮下带浅水沼泽泥沙质地带,单子叶或双子叶的乔木和灌木。红树林是一种特殊的生态类型,它们长期适应了盐、淡水交汇环境,形成了特殊的植物群落。红树林的根比较繁复,由支持根、气生根和呼吸根三部分组成。支持根和下垂气生根是从主茎底部或从枝条上长出,它们的末端进入地下,扎根很浅;而吸收根是水平分布的根系,从茎的基部长出直立向上的气根;这三种根系通过皮层中通气组织起着通气的作用,也起着固着和吸收营养的作用。红树林的另一个特性是种子尚在树枝上时就能固着底质上生长发育,形成新植株。

红树林繁殖体的散布特性与红树林的带状分布密切相关。生长在潮间带向陆一边高地上的红树林产生的繁殖体,不受大的风浪的影响,在泥质的土壤上定居下来,而生长在低潮带或潮下带红树林植株产生较大的繁殖体。

红树林植株具适应于旱生的特性,它们的叶非肉质,表皮具有厚角质层,表皮毛管在下表面,气孔只存在于叶的下表面。下皮层含有丹宁和大量的水分、石细胞和叶绿体(图 13)。

已知红树林全世界约 80 种,其中绝大部分在东南亚沿海,约有 60 余种,其他种类主要在加勒比海。

红树 *Rhizophora mangle* L.

属于红树科 *Rhizophoraceae*,红树科有 17 属,70 多种。红树 *Rhizophora* 具对生厚革质的叶,芽长在枝的顶端,花小,雌雄两性,夏季开花,果实具一种子,胎生,萌发的胚芽和胚轴突出果实外,植株含有大量丹宁。茎没有明显的生长年轮,导管均匀分布于整个木质部,具有特殊的根系结构,即支持根下垂的气生根和呼吸根,根系浅,具有大的结状物;皮孔和木栓层覆盖于固着根的表面,吸收根在支持根或气生根的结节上长出。

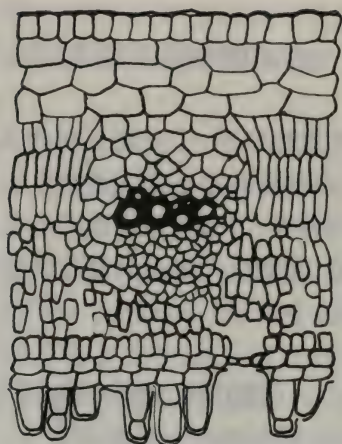


图 13 黑红树叶的横切面,示自下表皮长出的表皮毛和气孔  
(引自 Dawes 1981)

### 三、海洋植物的影响因子

影响海洋植物的环境因素包括生物的和非生物的。生物因素主要是同种生物的其他有机体和异种生物的有机体,即种内和种间的相互关系。非生物因素包括温度、光、pH 值、海流、地理位置、纬度、底质类型、营养盐的含量、海浪、潮带等及其他理化因子。其中,对海洋植物影响较大的有如下几种:

#### (一) 温 度

温度是生物生命活动不可缺少的因素,它在任何时间、任何生态系统中都起作用,是对生物影响最为明显的环境因素之一。

海洋植物种类不同,所需要的忍受温度的范围也不同。同时,不同种类的海洋植物,对温度有不同的反应。温度能直接或间接地影响它们的生长、发育、形态、生活状态、数量和分布等。

各种海藻都有各自的温度性质,有其适宜的生长和生殖的水温范围。海水表面水温影响了海藻的地理分布,其分布随着季节和纬度的变化而变化。

红树生长在热带海洋沿岸。海草的生长范围则较广泛,有些种生长在温带或寒带地区有些种生长在亚热带和热带沿海。盐池植物则适应于温带海区。

当适宜生长于某种温度的植物群向四周发展时,其属和种的数目以及个体数量,会随温度的改变而逐渐减少以至绝迹。因此在近代,生物学家、地理学家已注意到如何反证地应用农作物、植被和海洋生物作为气候带划分的指标。

我国著名的藻类学家曾呈奎教授等(1959)根据海洋表面的温度变化和海洋植



物在该地区的主要种类,划分为五个温度带。认为 10~20℃ 为温带区系,此外寒带与热带每隔 5℃ 分成一个温度带。5~10℃ 为亚寒带区系,5℃ 以下为寒带区系,20~25℃ 为亚热带区系,25℃ 以上为热带区系,各温度带的区系,在最适温度上下各延伸 5℃ 为每种海藻的生长、生殖的适温范围,南北半球可用同样的原则处理。其温度带区系划分如表 1。

表 1 温度带区系划分

温度带	寒带区系	亚寒带区系	温带区系	亚热带区系	热带区系
最适温范围(℃)	<0~5	5~10	10~20	20~25	25~>30
适温范围(℃)	<0~10	0~15	5~25	15~30	20~>30

曾呈奎(1963)将海洋植物划分为五个区系组,九个海洋植物区:

1. 北极海洋植物区系组(Arctic Marine Floras)

(1) 北极海洋植物区[Arctic (Marine Floristic) Region]

2. 北温带海洋植物区系组(Boreal Marine Floras)

(2) 北太平洋植物区[North Pacific (Floristic) Region]

(3) 北大西洋植物区[North Atlantic (Floristic) Region]

3. 暖水植物区系组(Warm-water Floras)

(4) 印度-西太平洋植物区[Indo-west Pacific (Floristic) Region]

(5) 大西洋-东太平洋植物区[Atlantic-east Pacific (Floristic) Region]

(6) 地中海-大西洋植物区[Mediterranean-Atlantic (Floristic) Region]

4. 南温带海洋植物区系组(Austral Marine Floras)

(7) 南暖温带海洋植物区[Upper Austral (Marine Floristic) Region]

(8) 南冷温带海洋植物区[Lower Austral (Marine Floristic) Region]

5. 南极海洋植物区系组(Anarctic Marine Floras)

(9) 南极海洋植物区[Anarctic (Marine Floristic) Region]

(二) 海 流

海洋植物的分布是许多环境因子的综合结果,其中最重要的就是海水的流动。偏冷水性特别对于海藻来说,海流就显得更为重要,因为海藻的繁殖细胞,主要靠海流传布,因此海流和海藻的分布有密切关系。暖流流过的海区,热带性或亚热带

性的海藻生长,寒流流过的海域生长的海藻偏冷水性。如大连,虽然地区偏北,表面水温较低,因有黑潮暖流及其支流的影响,生长着波状网翼藻 *Dictyopteris undulata*, 鹅掌菜 *Ecklonia kurome* 等,这些藻类主要生于南方,而今确在北方生长。这些海藻的分布情况,往往可显示出海流的运动情况,所以有的海藻可作为海流的指标。

在较小范围内,某地区的小环流对海藻的分布起了很大的作用。但在大范围的地理分布,主要的决定因子还是表面海流,对某一种海藻来说,更具体地就是它繁殖期间的海流。因此,研究海藻多样性问题必须统一地考虑它们的繁殖季节和海流、小环流等问题。

关于我国沿岸和近海的海流运动情况,现有资料不少,从中可以说明它的性质是一个以风海流为主的流系。在晚春和夏季,海流的流向大致是从南到北,但黄、渤海沿岸各海区因受渤海的半封闭地形以及长江口与山东半岛之间的海岸线形状的影响而引起了其他性质的海流,如中国沿岸流,其流向是从北到南;在夏季,西朝鲜海流较为强大,沿朝鲜西岸北上经过黄海北部,其末梢可以接近辽东半岛而进入渤海。

例如我国台湾有暖流流过,有钙扇藻、仙掌藻、麒麟菜等许多纯热带性的海藻;而在和台湾地理相邻,纬度相似的福建大陆沿岸和粤东地区,因无此暖流经过,故无这些热带性的种类分布。

### (三) 地 理 位 置

各种海藻都与其地理分布有密切关联的。一般如分布在赤道及附近地区的热带性海藻;分布在中纬度地区的一般属于温带性海藻;分布在高纬度地区的为寒带性海藻。如海人草等只分布于某些特定的热带、亚热带地域,如我国的东沙群岛。而扁江蓠等只分布在黄海西部。礁膜、条斑紫菜等生长在较高潮带,而昆布、麒麟菜等生长在低潮线下较深的水层。

### (四) 底 质 类 型

底质类型对海藻群落的形成和分布起着重要作用,例如在一个沙质海滩类型中不可能出现岩石岸常见的藻类群落。海洋植物生活的底质类型一般可分为石砾、沙质、岩岸、沙泥滩、盐沼和珊瑚礁等几大类。

每一类生境都有与之相适应的植物群落。

## 四、海洋植物多样性的研究方法

生物多样性包括 4 个层次,即遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性和景



观多样性。因此,对它们开展研究的方法并不完全一致。

目前,有关海洋植物多样性研究主要集中于物种多样性和生态系统多样性。衡量生物多样性主要是以某些指数作为判断依据的。

本文根据应用于多样性研究的实际情况,介绍如下 4 种有关多样性研究的方法,供读者参考。

## 1. 物种丰富度指数

物种丰富度即物种的数目,是最简单、最古老的物种多样性测度方法。直至目前,仍有许多生态学家,特别是植物生态学家使用。如果研究地区或样方面积在时间和空间上是确定的或可控制的,则物种丰富度会提供很有用的信息。否则物种丰富度几乎是没有意义的。因为物种丰富度与样方大小有关,换言之,二者不独立,但二者之间又没有确定的函数关系。

为了解决这个问题,在植物多样性研究方面主要是用单位面积的物种数目,即物种密度来测度物种的丰富程度。

物种丰富度除用一定大小的样方内物种的数目表示外,还可以用物种数目与样方大小或个体总数的不同数学关系( $D$ )来测度。 $D$  是物种数目随样方增大而增大的速率。比较常见的一种是  $D = (s - 1) / \ln(N)$ 。(s 为物种数目,  $N$  为所有物种的个体数之和)

物种丰富度是物种多样性测度中较为简单且生物学意义明显的指数。实践中,关键的环节是样方大小的控制。当然,这种方法也存在着很多不足之处,没有利用物种相对多度的信息,不能全面地反映群落的多样性水平。影响物种丰富度的因素主要有历史因素、潜在定居者的数量、距离定居者来源地的远近、群落面积的大小和群落内物种间的相互作用等。

## 2. 物种多样性指数

(1) Simpson 指数 又称为优势度指数,是对多样性的反面即集中性的度量。他假设从包含  $N$  个个体的  $s$  个种的集合中(其中属于第  $I$  种的有  $N_i$  个个体,  $i = 1, 2, \dots, s$ ; 并且  $\sum n_i = N$ )随机抽取 2 个个体并且不再放回。如果这两个个体属于同一物种的概率大,则说明其集中性高,即多样性程度低。

其公式为:  $D = 1 - \sum P_i^2 (P_i = N_i / N)$

(2) Shannon-Wiener 指数

$$H = - \sum P_i \log_2 P_i (P_i \text{ 为一个个体属于第 } I \text{ 类的概率})$$

此式即由 Shannon 和 Wiener 分别提出来的信息不确定性测度公式。公式中的  $\log$  可以选用 2、e 和 10 为底。其多样性指数值一般在 1.5 至 3.5 之间,很少超过 4.5。

### 3. 均匀度指数

无论怎样定义多样性指数,它都是把物种丰富度与均匀度结合起来的一个单一的统计量。因此,均匀度是群落多样性研究中十分重要的概念。

均匀度可以定义为群落中不同物种的多度(生物量、盖度或其他指标)分布的均匀程度。到目前为止,已有若干种均匀度指数问世。本文介绍 Pielou 的均匀度指数:

Pielou (1969) 把均匀度( $J$ )定义为群落的实测多样性( $H$ )与最大多样性( $H_{\max}$ ,即在给定物种数  $s$  下的完全均匀群落的多样性)之比率。即  $J = H/H_{\max}$ 。

### 4. 分类学多样性指数 $\Delta$ 及分类学差异性指数 $\Delta^*$

这是近年来由 R. M. Warwick 提出的两个新的指数,它包含了更多的多样性信息。故本文作较详细的介绍。

$\Delta$  为分类学多样性指数,与物种多样性指数  $H$  具有一致性,而且包含有纯分类学成分; $\Delta^*$  则纯粹为分类学差异性指数,与物种多样性指数  $H$  没有联系。

令  $x_i$  代表第  $i$  种的丰富度( $i=1, \dots, s$ ),  $w_{ij}$  代表在等级分类学中联系到第  $i$  和第  $j$  个种的差异系数,那么分类学多样性可以简单地认为是成对个体之间的平均差异系数:

$$\Delta = \left[ \frac{\sum \sum_{i < j} w_{ij} x_i x_j + \sum_i 0 \times x_i (x_i - 1) / 2}{\sum \sum_{i < j} x_i x_j + \sum_i x_i (x_i - 1) / 2} \right] \quad (1)$$

其中分子第二项强调同种个体差异系数。而分类学差异性指数  $\Delta^*$  则为:当系统树有最小结构时,  $\Delta$  与同属所有物种差异系数之比。很明显,  $\Delta^*$  的值也即是平均差异系数,但忽略了同种个体之间的差异系数(分子与分母一样),即:

$$\Delta^* = \left( \sum \sum_{i < j} w_{ij} x_i x_j \right) / \left( \sum \sum_{i < j} x_i x_j \right) = \left( \sum w_k f_k \right) / \sum f_k \quad (2)$$

在后一形式中,其总数超过  $k=1, \dots, k$ ,  $k$  为等级分类级数,  $\{f_k\}$  为与等级水平相联系的所有成对物种数量乘积的和,  $\{w_k\}$  对应于它们的等级分类级数(种、属、科、目、纲、门)。且可定义  $W$  为整数性的线性尺度即  $W_1=1$ (同属内的物种),  $W_2=2$ (同科不同属的物种),  $W_3=3$ (同目不同科的物种),  $\dots$ ,  $W_6=6$ (不同门类的物种)。这个简单的定义表明具有相同物种数的两样方的分布丰度,与用标准多样性指数计算的相一致。从公式(2)中可以看出,与  $\Delta$  不同,  $\Delta^*$  是独立尺度,可以直接应用于数据处理。同时,  $\Delta^*$  不要求统计物种数量,只有生物量就能用于多样性分析,当然也能分析由环境变化而引起的物种数量的改变。

$\Delta$  和  $\Delta^*$  的优点在于它们在继承了其他几个群落多样性指数涉及的信息的同时,又考虑到了等级分类学,这使生物多样性研究工作向前迈进了一步。同时也表明:  $\Delta$  和  $\Delta^*$  在应用过程中比过去常用的几个多样性指数更灵敏。在实际工作中,



特别是在监测环境污染方面,不失为一个好的监测方程式。

### 第三节 海洋无脊椎动物

#### 一、原生动物门(Protozoa)

##### (一) 概 论

原生动物是单细胞动物,与细菌不同的是有细胞核,故又被称为单细胞真核生物。虽然是单细胞,但不同于后生动物的细胞,它是一个完善的有机体,在生理上,其简单的身体各个部位,能营类似高等动物器官的各种功能,如新陈代谢、摄食、感应、适应、生长发育与繁殖等。在进化上,原生动物是多细胞动物的祖先。原生动物种类繁多,身体形态各异,大小相差悬殊,如利什曼虫只有  $3\sim 4\mu\text{m}$ ,而货币虫却大到  $3\text{cm}$  以上,特殊的放射虫群体竟长达  $3\text{m}$  以上。一般来说,由于它的身体细小,所以能适应各种环境生活;它的分布可遍布世界各地,从高山至平原,从赤道到极地,从海洋表面到数千米深的海底,从陆地或洋底表层以至古老的寒武纪地层都有它的存在。

原生动物可以自养和异养,大多数自由生活的原生动物为异养,身体有鞭毛或纤毛,能自由运动摄取有机碎屑或小型生物和细菌为食,但又为大型的浮游动物所食,因此它是食物链中的一个重要环节。某些原生动物,如太阳虫、等辐骨虫和有孔虫,身体没有运动的小器官,但有伸出的伪足或轴足用以攫取食物;寄生原生动物的种类如牛、羊胃中的纤毛虫、海胆、船蛆消化道中的纤毛虫,白蚁体内的鞭毛虫等,能帮助寄主消化纤维素,是对寄主有利的寄生原生动物,但有些寄生种类,如疟原虫,能破坏寄主的红细胞,蚕微粒子虫会使蚕致病,海洋中鞭毛原生动物繁殖过量还会引起赤潮,还有些原生动物,身体具色素,除能掠食有机物外,本身又能够营光合作用进行自养。

许多原生动物当遇到环境不利时,如食物缺乏、气候干燥、温度过高或过低等情况时,会自身收缩成球形或壶形,同时分泌一层包膜将自身包裹起来,成为包囊(cyst)。海洋中的等辐骨虫形成的包囊有各种形状,如壶形、梨形、艇形等。包囊是生命的“休止”期,是渡过不良环境的适应,当环境适合时,虫体会重新破囊而出,又形成新的个体。

原生动物的繁殖有多种方法,能进行有丝、无丝分裂生殖,出芽生殖,孢子分裂生殖,接合、内合和配子生殖,而配子生殖是一种抗衰老的方法。

海洋自由生活原生动物的呼吸是通过体表的渗透作用而取得氧气,还有些种类如多囊放射虫和等辐骨虫,体内有共生的虫黄藻,其营养的取得是从虫黄藻的代谢而来。

原生动物排泄的废物,如二氧化碳、尿素和氨等,主要通过体表渗透排出体外,伸缩泡也能协助排出代谢废物。伸缩泡是由一层质膜包围构成,与原生质同质,一般看不见其收缩膜结构,在淡水环境中,伸缩泡是维持虫体与体外环境的渗透压,把不断渗入体内的水分排出体外,因而也带出一些代谢废物,海洋原生动物大多数种类没有伸缩泡,因为海水与虫体的渗透压几乎相等。

## (二) 经济意义

原生动物与人类生活十分密切,许多原生动物,如草履虫、羧虫和四膜虫等常常被人们用作生理生化和细胞遗传的实验材料,使人们获得许多科学知识和应用理论。某些海洋原生动物,如有孔虫、放射虫和颗石虫等,由于在地层中的存活时限不同,人们可利用它们在地层层位出现的数量、种类和组合的差异来判别地层年代,从而在石油勘探工作中取得经济效益。然而,有些寄生原生动物如睡眠虫、疟原虫和肠痢疾虫侵害人类,危及生命;蚕微粒子虫寄生在蚕体上使家蚕产生疫病死亡,直接影响丝绸业的经济;鱼孢子虫寄生在鱼体上使鱼发病,影响渔业经济;兔球虫和鸡球虫的病害影响养鸡和养兔业。在我国沿海,当前海洋原生动物成为养殖业的祸患,其中许多种类能掠食饵料生物,使之减产或死亡,如尖鼻虫和双鞭毛虫的危害;另外一些营附着生活的原生动物缘毛类,如钟虫和累枝虫等,大量附着在虾、贝的体壁或壳壁上,妨碍虾、贝的摄食和运动,导致虾、贝的发病和死亡。某些海洋原生腰鞭毛虫目(dinoflagellata)和夜光虫(*Noctiluca*)在海洋中过量繁殖导致赤潮,覆盖了渔场的水表层,使鱼虾缺氧和中毒而大量死亡,其危害十分严重。

## (三) 分类

原生动物在地球上的种类和数量现时尚未确知,迄今已知的种类约有 65 000 多种(1980 年的统计),其中有 20 000 多种是化石种(主要是有孔虫),20 000~30 000 多种是自由生活种,6 700 多种是寄生种,过去对原生动物在分类学上认为它是一个门,下属种类分为许多纲。最新的《原生动物分类图解指导》已将原生动物升格为原生动物亚界,下分 6 个门,即肉足鞭毛门、盘蜷门、顶复体门、微孢子门、胶虫门、纤毛门。各门的种类与数量据已往已有的记录差异很大,海洋中的腰鞭毛虫类和有孔虫类研究较早,等辐骨虫放射虫类的研究稍后,颗石虫和硅鞭毛虫只有少数记录,而对变形虫、伊布里虫的研究贫乏,对顶复体门的海洋孢子虫(这是鱼类寄生的一个重要门类)却很少有人研究,对纤毛虫类,因近年发现危害虾贝养殖而被重视。据宋微波 1985 年以来记录的纤毛虫缘毛类,已有数十种,但海洋中的原生动物种类数目非常大,要全面论述是十分困难的。

中国沿海常见的重要类群有:



①腰鞭毛虫类(Dinoflagellata),属肉足鞭毛门鞭毛亚门动物;②有孔虫类(Foraminifera),属肉足鞭毛门肉足亚门叶足纲的动物,这类动物在海洋原生动物中数量最大,比其他任何原生动物类群都要多,现时在海洋中活着的种类约有4 000多种;③等辐骨虫类(Acantharia),属肉足鞭毛门肉足亚门等辐骨纲动物;④放射虫类(Radiolaria),属肉足鞭毛门肉足亚门辐足总纲;⑤棒矛虫类(Sticholonchea),属肉足虫亚门辐足总纲介乎稀孔类与太阳虫类之间的一种动物;⑥砂壳纤毛虫类(Tintinnina),属纤毛虫亚门纤毛纲的动物,又称丁丁虫,是浮游生物中重要的纤毛虫;⑦棘皮动物肠内的纤毛虫类;⑧缘毛虫类(Peritrichia),是近年在养殖过程中发现危害养殖对象最显著的一类原生动物;⑨游仆虫(Euplotes),属原生动物纤毛虫门篮子纲下毛亚纲游仆虫目的动物。

## 二、海绵动物门(Spongia)

### (一) 概 论

海绵动物是最简单古老的多细胞动物,营水生、固着生活,绝大部分生活在不同深度的海洋里,只有少数生活在淡水里,主要分布于湖泊、溪流里。体制不对称或辐射对称,二胚层,具中胶层,没有专门的生殖、神经、肌肉、内分泌、循环、消化、排泄和呼吸等系统。无消化腔,行细胞内消化,无神经系统。身体多孔,具水沟系,借水流在体内的穿行进行和完成摄食、呼吸及排泄等功能。水沟系内腔具领细胞,领细胞具鞭毛,可激动水流和摄食。通常具钙质、硅质或有机质的骨骼,即骨针。可行无性生殖和有性生殖,无性生殖有外出芽和芽球方式,有性生殖经过两囊幼虫阶段,在发育为成体时其大胚胎在外,小胚胎在内,与所有其他多细胞动物相反,因而海绵动物在亲缘关系上与其他多细胞动物相距甚远,被称为侧生动物。在许多海绵中,除表皮细胞外,其他细胞往往能转化成许多功能不同的细胞,没有生物学上所称的组织。除六放海绵外,所有海绵都具有分化完整的表皮组织:扁平细胞和领细胞。近来证实六放海绵的这些组织为合胞体性质。

### (二) 经 济 意 义

海绵的柔软躯体借许多细小的骨针支撑,骨针交错成网,质地松软,与生丝相似,其细胞部分被清洗干净后,可以吸纳大量的水分,从而可以在外科、沐浴、洗刷器械等方面应用。海绵还可药用,我国1 000多年前的《本草拾遗》及后来的《本草图经》、《北梦稍言》、《妇人良方》等,有以紫梢花,即淡水海绵的针海绵(Spongilla)治病的记载。公元前的古希腊及土耳其等地中海沿岸的人们,已经在日常生活中应用海绵。我国广西与海南沿海浅水中有具商业价值的海绵。

### (三) 分 类

海绵动物在 18 世纪才被明确为动物,但直到 19 世纪,海绵在生物界的地位仍然是争论的问题。林奈、拉马克和古维叶在他们的分类系统中,将海绵置于植形动物(Zoophyta)或珊瑚虫中。还有许多学者想在海绵中寻找水螅虫。19 世纪末 20 世纪初海绵的特殊性才逐渐被认识,才逐渐被确定为单独的动物门。已经描述的海绵种类(包括大量的同物异名)有 5 000 种,是动物界中的小门类,至今海绵的新种不断被发现。海绵动物一般被分为钙质海绵纲(Calcarea)、六放海绵纲(Hexactinellida)和寻常海绵纲(Demospongia)3 个纲。钙质海绵为小型白色海绵,结构简单,具单轴和三放射的石灰质骨针,产于浅海,如白枝海绵(*Leucosolenia*)、毛壶(*Grantia*)等;六放海绵为大型海绵,具六放的硅质骨针,具复沟系,鞭毛室大,骨骼为硅质骨针构成,无海绵质纤维。骨针中,包括大骨针与小骨针,有三轴六辐型的构造,即两个轴状骨针呈直角交叉,第三个轴状骨针垂直于前两个骨针所形成的平面,形成三轴六辐型的骨针,各相邻的辐都以直角相交,细胞为合胞体,产于深海,如胡桃围线海绵(*Pheronema raphanus*)、欧氏偕老同穴(*Euplectella oweni*)等。寻常海绵纲具单轴或四轴的海绵质纤维,复沟系,鞭毛室小,体形常不规则,骨骼中有明显的海绵质构造和硅质骨针,骨针可分为大小两类,但有的种类只有大骨针而没有小骨针,还有的种类只有海绵质骨骼,硅质骨针已完全退化,海绵体的组织为细胞性,没有合胞体,种类繁多,占整个海绵动物的 90%,海产或淡水产,如寄居蟹皮海绵(*Suberites domuncula*)、南瓜海绵(*Tethya*)、浴海绵(*Euspongia*)、马海绵(*Hippospongia*)等。我国海域已知海绵有 200 多种。

## 三、腔肠动物门(Coelenterata)

### (一) 概 论

腔肠动物一般为辐射对称,具有内胚层和外胚层,是真正的两胚层多细胞动物。两胚层间具中胶层。具原始的消化循环腔,有口但无肛门。有细胞分化和简单的组织分化。具有简单的神经系统,由两极和多极神经元以及感觉细胞基部的纤维互相连接而成。具有特殊的刺细胞,位于外胚层,是其防卫武器,目前已知有 20 多种刺细胞。腔肠动物形态各异,但其个体构造可分为水螅型(Polyp)和水母型(Medusa):前者中胶层薄,一般无细胞,口部向上,有垂唇,神经系统不发达,无触手囊,无水管,有的种类具石灰质的外骨骼,多为固着生活;后者中胶层厚,具数量细胞和纤维,口部向下,神经系统复杂,具触手囊,有水管,无石灰质骨骼,多可自由游泳。腔肠动物的生殖分有性生殖和无性生殖,无性生殖最常见的是出芽生殖。



水螅型可用出芽生殖方式产生水母型,水母型又以有性生殖方式产生水螅型个体,此种方式称为世代交替。海洋腔肠动物在发育过程中要经过一个浮浪幼体(planula larva)时期。

## (二) 经济意义

腔肠动物的一些种类可以食用。如海蜇(*Rhopilema esculentum*),富含蛋白质、糖、多种维生素、钙、磷、铁等,营养价值很高。

珊瑚礁和珊瑚岛是由珊瑚虫的石灰质骨骼经多年堆积形成的。珊瑚礁可以形成储油层,还可以为其他海洋生物提供栖息地。珊瑚礁栖息的海洋生物在海洋各类环境中是种类最多的,是海洋中生物多样性最高的区域,也是生态关系最复杂的区域,有海洋中的热带雨林之称。珊瑚的化石对鉴定地层、找矿很重要。珊瑚还可做成美丽的工艺品。

柳珊瑚、海蜇等还可药用。一些有毒的水母在毒素实验和药物开发方面也很受重视。

## (三) 分 类

腔肠动物已发现约9 000多种,绝大多数种类为海产。根据其形态特征和世代交替现象可分成3个纲,即水螅纲(Hydrozoa)、钵水母纲(Scyphozoa)和珊瑚纲(Anthozoa)。

水螅纲种类单个或群体生活,绝大部分海产,少数生活于淡水,生活史中多数有水螅型和水母型两个阶段,无口道,消化循环腔简单,水母型具缘膜,性细胞由外胚层产生。在群体种类中有一些具有群体多态现象,即在同一群体中有多种形态的个体。如多孔珊瑚螅(*Millepora* spp.)和僧帽水母(*Physalia* spp.)等。

钵水母纲种类多数为中型、大型水母,全部海产,不具缘膜。水母型世代发达,水螅世代不发达,不具骨骼,中胶层较厚,内有变形细胞和纤维,具复杂的消化循环腔,胃囊内有胃丝,性细胞由内胚层产生。如海蜇、海月水母(*Aurelia aurita*)等。

珊瑚纲种类只有水螅型世代,全部海生,口道发达,大多数具有发达的骨骼,且群体生活。性细胞由内胚层产生,体制呈两辐对称。珊瑚纲是腔肠动物门中种类最多的纲,超过6 000种。如各种海葵、各种珊瑚。

## 四、栉水母动物门(Ctenophora)

栉水母动物一般为两侧辐射对称,体形有球形、瓜形、卵圆形、扁平带状等,具有内胚层和外胚层和中胶层。具原始的消化循环腔和分支的辐管。具有细胞分化

和简单的组织分化。外胚层形成的神经网向 8 个栉板集中,成为 8 条辐射神经索,在反口面有一集中的感觉器官,司身体的平衡。具有特殊的黏细胞或刺细胞。在体表具有 8 行纵行的栉板(comb plate),每一栉板是由一系列与基部相连的纤毛组成,栉板下面有肌纤维司栉板的运动。栉板为栉水母动物的运动器官,黏细胞则是其捕食武器。雌雄同体,胚胎发育中有中胚层细胞并由之发展为肌纤维。浮游生活,少数可爬行。以浮游生物为食。世界已知约 100 种,全为海生。

## 五、扁形动物门(Platyhelminthes)

扁形动物为两侧对称,具三胚层,除内胚层和外胚层外,在二者之间出现了中胚层。无体腔,背腹扁平。具有由肌肉和表皮组成的体壁,形成皮肤肌肉囊,无骨骼。无特殊的呼吸和循环器官。具消化管,无肛门。具有原肾管系统行排泄功能。具简单的中枢神经系统,体前端具简单的脑,由脑向后分出若干纵行神经索,神经索间由若干横神经相连,称为梯形神经系。自由生活的种类常具眼或眼点、平衡囊等感觉器官。大多雌雄同体,生殖器官较为复杂多样,具有固定的生殖腺、简单的生殖导管,并有交配行为。扁形动物分为涡虫纲(Turbellaria)、吸虫纲(Trematoda)、绦虫纲(Cestoda),后二纲种类为寄生生活。涡虫纲种类多数自由生活,体长 1mm 至 60cm,已知约 1 500 种,分为 4 目,即无肠目(Acoela)、单肠目(Rhabdocoela)、三肠目(Tricladida)和多肠目(Polycladida)。无肠目和多肠目全为海产,单肠目和三肠目部分种类为海产,如旋涡虫(*Convoluta* spp.)、平角涡虫(*Planocera* spp.)等。

## 六、纽形动物门(Nemertinea)

纽形动物又称吻腔动物(Rhynchocola),简称纽虫或吻虫。无体腔,两侧对称,三胚层。消化管具肛门,消化管背方有一条能伸缩的吻,有原始循环系统,雌雄异体。本门动物多数生活在海底,少数生物在淡水或土壤中。居住在隐蔽的地方,常有各种保护色。一些种类营寄生生活。纽虫体为长圆柱状或背腹扁平的带状。头部不明显,前端常有眼点和其他感觉器官。体表具纤毛。口在近前端的腹面。肛门在体的后方。皮肤囊的构造与扁形动物很相似。消化管分为前肠和中肠。有假分节现象。呼吸作用经皮肤进行气体交换。排泄系统由原肾构成。神经系统相当发达,中枢神经系统由在吻端的脑神经节和由此后行的两侧神经索组成。两侧神经索间有横神经相连成“梯状”。中枢神经发出许多神经,与身体各部分相连接。多数纽虫雌雄异体,有许多精巢和卵巢,位于肠的侧盲囊之间。纽虫的发育有直接和间接两种。间接发育要经过帽状幼虫期。

纽虫主要生活在海洋中,营底栖生活或漂浮于海洋中,有的纽虫则能适应河口和半咸水环境,极少数生活在淡水或潮湿陆地上。纽形动物与扁形动物很接近,但



纽形动物具肛门和循环系统。

纽形动物门现约有 650 种,分隶于 2 纲 4 目,无针纲(Anopla)包括古纽虫目(Palaeonemertea)和异纽虫目(Heteronemertea);有针纲(Enopla)包括针纽虫目(Hoplonemertea)和腐纽虫目(Bdellonemertea)。古纽虫类全系海生,其余 3 目多数纽虫为海生,腐纽虫目目前只有 1 属 4 种,其中 3 种共生于海产双壳类外套腔内,1 种生活于淡水螺类外套腔内。漂浮或游泳性纽虫和陆生纽虫都是针纽虫目的成员,但该目多数纽虫均分布于海洋中。中国海洋纽虫现已发现 52 种,分隶于古纽虫目、异纽虫目和针纽虫目的 12 科 29 属。

## 七、棘头动物门(Acanthocephala)

棘头动物是具假体腔的后生动物,在体前端能伸缩的吻上排列着许多角质的倒钩棘,故称棘头虫。成虫寄生于淡水、海水和陆生脊椎动物的肠管中。棘头虫体长为 1.5~65mm,但多数在 25mm 左右。体表常有环纹,有假分节现象。体壁由角质层、表皮层和肌肉层组成。体壁内为一假体腔,腔的前方有肌肉质吻鞘,吻可缩进此鞘内。口、肠等消化系统缺失,营养通过体壁吸收。循环与呼吸器官均无。排泄系统为焰茎球的原肾管,两侧的原肾管汇合成一排泄管,然后与输精管或子宫会合,由生殖孔通体外。棘头动物雌雄异体。卵被中间宿主节肢动物(如昆虫、甲壳动物)吞食,幼虫便在其体内发育。终期宿主捕食中间宿主后,棘头虫就在脊椎动物肠管中发育为成虫。

棘头动物因体为圆筒形或扁筒形,具假体腔,曾被列为线虫动物门的 1 个纲。但棘头动物有许多与线虫不同的特征,如无消化管,体壁具环肌与纵肌,有复杂的管道系统,体前端具吻和特异的生殖系统等,因此,动物学界普遍认为应把它另立一棘头动物门。棘头动物门现分 2 纲:始钩头虫纲(Eacanthocephala)、古钩头虫纲(Palaecanthocephala)和 5 目:无吻目(Apororhynchidea)、新棘吻目(Neoecechinorhynchida)、棘吻目(Echinorhynchidea)、多形目(Polymorphida)和巨吻目(Giqathorhynchidea),22 科约 700 种。

## 八、线虫动物门(Nematoda)

线虫具假体腔。虫体绝大多数呈长圆筒形,两端尖细,无纤毛,不分节,两侧对称,体表被以角质层,雌雄异体,缺呼吸和循环系统。

线虫动物门现分为 2 纲:无尾感器纲(Aphasmida)和尾感器纲(Phasmida)。无尾感器纲包括了所有无尾感器的种类,该纲线虫虽有寄生成员,但绝大多数种类营自由生活,分布于海洋和淡水水域。该纲有薄咽目(Areolaimida)、单宫目(Monhysterida)、链环目(Desmodorida)、色矛目(Chromadorida)、项链目(Desmoscolecida)、嘴

刺目(Enoplida)、矛线目(Dorylaimida)、单齿目(Monochida)、索线目(Mermithida)9目。前6目是海洋自由生活线虫,后3目是自由生活淡水线虫。尾感器纲包括了所有具尾感器的种类,绝大多数种类营寄生生活,少数自由生活的种类多半生活于土壤里,该纲有小杆目(Rhabditida)、垫刃目(Tylenchida)、滑刃目(Aphelenchida)、圆线目(Strongylida)、蛔目(Ascaridida)、尖尾目(Oxyurida)、旋尾目(Spirurida)7目。

海洋线虫是海洋中自由生活的线虫的通称,分布在从潮间带直到大洋深沟的沉积物中,或附着在海藻和有机质碎屑的表面。它是海洋小型底栖动物中数量最多、分布最广的类群。海洋线虫与寄生线虫和陆生线虫的最主要区别是:无尾感器、排泄系统为一单细胞腺体。化感器一般比较发达,位于唇部之后。头部和体部刚毛较习见。一般有尾腺和下皮腺。身体为细长梭形或圆柱形,大多数种体长在1mm以内,某些大型种长达5mm甚至更长。海洋线虫均营底栖生活,生活在富含有机质的任何底质中。按区系性质和群落特点,海洋线虫大致可分为河口和半咸水、潮间带、浅海和深海等4个群聚。栖息密度为后生动物之冠。主要以底栖硅藻和沉积物颗粒表面的细菌、真菌及其有机碎屑为食。某些肉食性(杂食性)种类捕食其他小型后生动物包括线虫。海洋线虫是线虫动物门中最原始的成员。现有薄咽目、项链目、单宫目、链环目、色矛目、嘴刺目6目。文献记录4000种,遍布全球。

## 九、轮虫动物门(Rotifera)

轮虫体微小,约1mm或更小,呈圆筒形,分头、躯干和尾3部分。三胚层,具假体腔,假体腔内充满体腔液。头的前端有头冠,其上具1~2圈纤毛,纤毛不停地旋转形似车轮,故名轮虫。头冠具游泳、摄食、滤食的功能。消化道分口、咽、肠、肛门等部分,咽部有咀嚼器。体两侧具纵排泄管,具泄殖腔。中枢神经系统由脑神经节和两条腹神经索组成,头部具1~2个眼点和3个小触角。雌雄异体,异形,雄性很小,构造简单。轮虫已知1500种,大多生活在淡水环境,仅少数种生活在海洋中,世界性分布,底栖或浮游生活。轮虫是海洋动物重要的开口或育幼饵料。

## 十、腹毛动物门(Gastrotricha)

腹毛动物体微小,0.07~1.5mm,长圆筒形,三胚层,具假体腔。体表被角质膜,背面隆起,上有许多刚毛、鳞片,腹面平,上有若干行呈纵带或横带排列的纤毛,故名。假体腔发达,消化道分口、咽、肠、直肠、肛门等部分。中枢神经系统由脑神经节和一对侧神经索组成。雌雄同体。腹毛动物已知约200种,海水或淡水生活。如鼬虫(*Chaetonotus* sp.)。



## 十一、动吻动物门(Kinorhyncha)

动吻动物是体长不到 1mm 的海产小型假体腔动物。身体蠕虫形,体表无纤毛,两侧对称,分头、颈和胴 3 个区。成体由 13 个体节构成。第 1 节是头,其周围有几环下弯的刺,顶端为口锥,前方有口刺。身体的移动靠头部的伸出,并利用头上的弯刺固着于底质上,随之由纵肌牵回头部,将胴部推向前进。神经系统与表皮紧贴,由一个围绕咽前端的脑神经节;一条具神经节的腹神经索和每一体节的背、侧表皮神经索的神经节细胞所组成。消化系统是一个分化成几个特区的直管,由口、咽、食道、胃、肠、肛门组成。在体壁和肠道之间为假体腔,其内充满体液,并含变形细胞。排泄系统由一对原肾组成,每个原肾中的焰茎球都是多核的合胞体。雌雄异体,外表相似。

迄今已知动吻动物约有 100 余种。它们完全生活于海洋,数量很大,营底栖生活,主要栖息在沿岸浅水区的软泥沉积物中,大洋深处也有。分类根据颈板、背板、腹板、胴刺和黏管的数目和位置,本类动物分为 2 个目:圆动吻虫目(Cyclorhagida)和平动吻虫目(Homalorhagida),6 个科:棘动吻虫科(Echinoderidae)、环动吻虫科(Centroderidae)、神动吻虫科(Semnoderidae)、凯动吻虫科(Cateriidae)、坚动吻虫科(Pycnophyidae)和新环动吻虫科(Neocentrophidae)。其中以棘动吻虫科的棘皮虫属种类为最多。中国近岸水域动吻动物现有 5 属 10 种,均隶于棘动吻虫科。

## 十二、内肛动物门(Entoprocta)

内肛动物为三胚层假体腔动物。体躯由萼部和柄部构成,末端具触手环,无坚硬的外骨骼。萼部稍侧扁,与柄部垂直或略斜,其凹面(即自由缘)为腹部,凸面(即柄的附着面)为背部。萼部自由缘有一圆形或椭圆形触手环,触手间距均匀,内缘生有纤毛。柄部是萼部的延伸,与萼部连接处无隔壁,或具不完全的隔壁。消化管呈“U”形,口和肛门恰好位于萼部自由缘的触手内侧。口和肛门的凹部是口前腔;位于生殖孔和肛门之间的口前腔腔隙是育卵室。主神经节由神经细胞和神经纤维构成,位于胃的腹部、胃和口前腔腔壁之间。感觉器官仅是一些触觉细胞。原肾由 1 对大型的焰细胞球组成,位于食道和主神经节之间的胃之腹部。雌雄异体,少数为雌雄同体。有 1 对生殖腺,位于体腔内、肠的末端,开口于生殖孔。受精卵在育卵室内保育,幼虫为担轮型。内肛类能以出芽方式产生新的群体。

内肛动物门分为单体和群体两大类,皆营附着生活。除单体的曲体虫类外,都无活动能力。绝大多数生活在海洋中,通常附着在海藻、多毛类环节动物的栖管、贝壳、水螅和苔藓动物上。无论单体型或群体型,大小一般均不超过 5mm。

内肛动物世界有 4 科 13 属约 70 种左右。依据生活方式、柄部构造、附着机

构、出芽方式等的不同分为曲体虫科、柄萼虫科、巴伦支海虫科(Barentsiidae)和弯萼虫科(Loxokalyporidae)4科。根据肛门所在位置,内肛动物曾与外肛动物(Ectoprocta)一起分别作为一亚门共归于苔藓动物门内,即内肛类肛门开口在“触手冠”之内,外肛类肛门开口在触手冠之外。

## 十三、环节动物门(Annelida)

环节动物门分为多毛纲(Polychaeta)、寡毛纲(Oligochaeta)和蛭纲(Hirudinea)3个纲。多毛纲几乎全部种类为海产,寡毛纲则几乎全部种类为陆生,蛭纲的绝大部分种类为淡水生或陆生,仅少数种为海水生活。在此仅介绍多毛纲。

### (一) 概 论

多毛纲动物是环节动物门的一个大纲,是海洋无脊椎动物中较大的类群之一,它们是鱼类及其他动物的饵料,也是资源调查的重要组成部分,更是海洋生物中尚待开发、利用、保护或防除的潜在对象。多毛类动物在海洋以潮间带至50m海底最多,多居在岩石、石砾、泥沙、海藻之中或掘穴或分泌栖管等于海底和其他物上。其主要特征为:体分节、蠕虫形,一般可分为三区。头区(部)由口前叶和围口节构成,圆形、方形、肾形等。多具摄食或感觉的附肢(触手、触角和触须)和眼;躯干部位于头部后肛节前,由若干体节组成,每节两侧具疣足和成束的刚毛。游走类型的种类,躯干部体节结构常相似,而隐居类型者则有变化,又可分胸区和腹区;肛部(尾部)位于身体最后端,通常具1~2条或数条肛须。雌雄异体,具发达的体腔,生殖系统简单、无环带、发育多经担轮幼虫期,链式神经系统,直形消化管,闭管式循环系统,排泄器官多按体节排列。多为海生,少数为淡水产,陆栖者罕见。多雌雄异体,也有极少雌雄同体,头部和疣足极度退化仅留少数刚毛。

### (二) 经济意义

多毛类动物种类繁多,几乎分布于所有海洋生境中,对纬度、深度和底质都表现出明显的特异性。在任何一个主要的动物地理区几乎有60~70个科的多毛环虫,约300~800种。据我国大型底栖生物和潮间带生物调查报道,多毛环节动物的种类在黄、渤海有240多种,东海陆架及其邻近海域有近300种,长江口有200余种,西沙、中沙及其附近海域有200余种,海南岛有300余种,厦门港湾鉴定到种有190多种,香港有48种,青岛胶州湾有200余种。在各种海洋生物调查中,多毛类的种数和个体数占有所有动物类群中第一位,总生物量常次于软体动物和棘皮动物占第三位,是海洋底栖生物的主要成员。多毛类是海洋生物食物链中的一个重



要环节,它们可被水螅类、扁虫、其他环节动物、甲壳动物和棘皮动物等无脊椎动物所捕食,也是经济虾、蟹和鱼类的饵料。有些多毛类如沙蚕、裂虫、吻沙蚕、齿吻沙蚕和矾沙蚕等在生殖季节,在月光、温度等因素刺激下,能大量群浮于海面引起鱼类群集。因此多毛类对鱼场的分布、鱼类资源的状况,以及鱼类对产卵场的选择都有较密切的关系。此外,多毛类的幼虫和浮游多毛类在浮游生物中占一定数量,常是经济动物幼体摄食对象。多毛类动物可做为沿岸生物地理划区的标志,多毛类的一些种类还可用来鉴别海洋环境,可做为生物学的指标,是海洋底质的污染程度指示生物。有的种类在生物教学和实验中是必不可少的,有的种类在指示地质成因,寻找石油资源及确定海岸线的位置等方面提供了旁证。但一些以革质和角质虫管栖息的纓鳃虫科和以石灰质栖管的石灰虫科以及螺旋虫科等多毛类是污损生物的主要类群之一,对浮标和船底、码头、试板有污损作用,有的可引起养殖贝类的黑心肝病或黑壳病,有的为农作物和制盐业的害虫。

### (三) 分 类

世界多毛类动物近 10 000 种,根据多毛类生态习性可分为底栖(游走和隐居)和终生浮游两大类。按照形态特征,目前含 17 个目 80 多个科。我国目前记录有 900 多种,约占世界的 1/10,记录的有 64 个科。有经济价值的、常见的、大型的科有:

沙蚕科(Nereidae),是多毛纲中的典型代表科,分布广、种类多。蠕虫形,个体较大,由很多相同的体节组成,头部有两对眼、多具两个触手和两个触角,围口节具 3~4 对触须。翻吻多具很多几丁质小齿或软乳突,吻末端具一对大颚,除前两对疣足为单叶型外,多为双叶型疣足,疣足上具刺状、镰状复型刚毛或另加具简单刚毛。沙蚕科种类不仅是鱼、虾、蟹等的天然饵料,而且随着鱼、虾等养殖业的迅速发展,已被作为亲虾的优质鲜活饵料。如双齿围沙蚕(*Perinereisa ibuhitensis*)、全刺沙蚕(*Nectonean thesoxyypoda*)、拟突齿沙蚕(*Paraleonna tesuschakovi*)、异须沙蚕(*Nereis heterocirrata*)等。

吻沙蚕科(Glyceridae),头部圆锥形,具 4 个小触手,无触角和触须。翻吻大而长,末端具 4 个大颚。如长吻沙蚕(*Glycera chirori*)。

齿吻沙蚕科(Nephtyidae),头部小、扁平,具 4 个小触手,翻吻大,其末端具分叉的长缘乳突和纵排乳突,一对大颚。分布在潮间带和潮下带的泥沙滩。生活时体为粉红色,常闪烁珠光。如加洲齿吻沙蚕(*Nephtys californiensis*)。

叶须虫科(Phyllodocidae),个体较大,头部呈宽三角形、两个触手、触须两对短小,翻吻大,除具软乳突外还覆有黑色几丁质小刺。如张氏神须虫(*Mysta tchangsi*)。

眼蚕科(Alciopidae),体透明细长。口前叶具两个有晶体的大眼,常具 5 个头

触手。终生浮游。如泳蚕(*Plotohmis capitata*)。鳞沙蚕科(Aphroditidae),体卵圆形,背腹扁平,背面多为鳞片和毡毛所覆盖,如澳洲鳞沙蚕(*Aphrodita australis*)。

矾沙蚕科(Eunicidae),体长扁,口前叶双叶状,具5个后头触手,1对围口节触须。

小头虫科(Capitellidae),虫体似红色细蚯蚓,头部截形。雄虫的第8~9刚节背面各具一束对生黄色生殖刺状刚毛。

沙蠋科(Arenicolidae),圆柱形大型蠕虫,头小无任何附肢。仅腹区具鳃,胸区只具刚毛,尾区鳃和刚毛均无。多密集于淡水注入的沙滩或河口。如巴西沙蠋(*Arenicola brasiliensis*)。

## 十四、曳鳃动物门(Priapulida)

曳鳃动物是1门种数很少的原口动物,多数在泥底或沙底营底埋生活。虫体蠕虫状,圆柱形,体长几毫米至200mm,两侧对称,不分节,自由生活。大多可分为吻(翻吻)、躯干部(腹部)和尾(尾附器)3个部分。吻位于虫体前端,可伸缩,口位于吻前方中央。躯干部具许多体环,后端腹面开口为肛门,肛门前两侧开口为泄殖孔。尾位于躯干部之后,具中空的柄和许多囊泡状突起(尾囊)。体壁由周期性蜕皮的角质膜、单层表皮、环肌和纵肌层以及一层不清楚的膜组成。消化系统为一直管,由口、口腔、肌肉质的咽球、食道、肠、直肠、肛门等器官组成。神经系统简单,具围咽神经环和腹中部的神经索。排泄器官为1对原肾,位于体后肠两侧的体腔内,具许多焰细胞,排泄管下行与生殖管相遇为泄殖管,并以泄殖孔开口于体外。雌雄异体,体外受精。体腔大,位于肠管与体壁之间,并延伸至尾部,内充满乳白色液体,具两种游离的细胞。

曳鳃动物主要栖于含泥的沉积物中。以翻吻在泥内吞咽小型多毛类环虫、甲壳动物和其他曳鳃动物。

曳鳃动物曾被列入假体腔动物,而实为真体腔。种类很少,全世界已知种仅12种,分隶于2纲4科。如尾曳鳃虫(*Priapulius caudatus*)和南方拟曳鳃虫(*Pariapulopsis australis*)。

## 十五、星虫动物门(Sipuncula)

星虫动物属具闭管式循环系统的体腔动物。身体柔软,长筒状,形似蠕虫,不具体节,无疣足,亦无刚毛。体前端有一细长能伸缩的吻,能向内卷缩和向外翻出,称为吻部,是摄食和钻穴的辅助器官,吻前为口,口的周围有触手,展开似星芒状,因而称为星虫。吻后是较粗的躯干,体壁厚,肛门在躯干前端的背面。肌肉层的外



层是环肌,通常分离成束;中层是斜肌;内层是纵肌,多数种类形成肌束。体腔很大,但无隔膜,腔内充满具循环功能的体腔液,血细胞和变形细胞,内脏器官均浸在体腔液中。消化系统包括口、食道、中肠、直肠、直肠盲囊、肛门等。整个消化道通常是体长的2倍。循环系统包括血管、血窦和血管丛。主要有背血管、围脑神经节血窦、触手冠和下唇血窦,此外还有各血管丛。无专门的呼吸系统,皮下血管丛是交换气体的主要器官。一对后肾管作为排泄器官。一般体长约10cm,最大的可达30~40cm。绝大多星虫系雌雄异体,外形相似,生殖腺生在收吻肌基部的腹膜上,体外受精,发育过程经过担轮幼虫时期。

星虫动物生活在海洋中,广泛分布于三大洋中,除幼虫期外,皆营底栖生活,从潮间带直至6000m的深海都有分布。多数种栖息在热带和亚热带浅海泥沙内和珊瑚间。杂食性,以小形动物、藻类、泥沙中的有机物等为食。

有几种星虫可食用,渔民用作钓饵,在福建、广东、广西和海南岛沿海分布广,产量多的有裸体方格星虫、拟安氏方格星虫、澳洲管体星虫等,当地居民自古以来就作为上好的海产品食用,滋味鲜美,其鲜品、干制品和加工制品都有出售。

由于星虫动物和螠虫动物的发育过程中都具担轮幼虫,成体不分节,体腔无分隔,曾把两者合并在一起,定名为桥虫动物。星虫动物现约有300种,下面设立2纲4目6科17属:革囊星虫纲(Phascolosomida),包括盾管星虫目(Aspidosiphoniformes)、革囊星虫目(Phascolosomaformes);方格星虫纲(Sipunculida)包括戈芬星虫目(Golfingiaformes)、方格星虫目(Sipunculiformes)。我国估计有60余种,现仅发现星虫40余种,分隶于上述2纲4目5科10属(枝触星虫科和枝触星虫属以及梨体星虫属、云体星虫属、缨心星虫属、仿革囊星虫属、管柄星虫属、异管星虫属6属至今未在中国海域发现其成员)。

## 十六、螠虫动物门(Echiura)

螠虫动物属真体腔海生原口动物。螠虫生活习性和动物大小均与星虫相似。动物体长10cm左右,两侧对称,形似囊状或纺锤状,身体柔软,无体节,也无疣足。口在前端,肛门在后端。口前有软而细长的吻,能伸缩,可帮助摄食。近口处的腹面生有一对钩状刚毛,有辅助行动和挖泥沙的功能。体腔很大,但无隔膜,体腔液有血液作用。消化道长而迂回,为体长的数倍,包括口、咽、食道、嗉囊、胃、中肠、直肠、排泄腔、肛门等。循环系统多数种是闭管式的循环系统,包括心脏、背血管、腹血管、环血管等。心脏位于食道或胃的背面,有收缩能力。自心脏向前伸出背血管,通向前端;向后分出两支环血管,包绕胃部,绕向腹面后前行,并合为一支肠血管,再向前又分为两支腹血管,一支沿神经索的背面伸向后部,另一支较粗,向前通向吻的基部。体前端腹神经索的两侧着生体节器,此体节器又称前肾管,兼生殖管,肾管数目不等。雌雄异体,绝大多数螠虫雄虫和雌虫形状相似,发育过程中有

担轮幼虫期,幼虫期有分节现象。

螭虫动物皆分布于海洋,均营底栖穴居生活,分布很广,垂直分布可达10 000m的超深海底。自寒带至热带海都有生长,但以温带水域生活的种类较多。螭虫为杂食动物,多以泥沙中腐烂的有机物、小型底栖生物为食。

有几种螭虫也可食用。中国北方沿海居民冬春两季大量挖掘单环棘螭,俗名海肠子,在市场出售,其滋味鲜美。

全世界现有螭虫100余种。其中10余种分布于中国海域,分隶于1纲2目3科6属:螭纲(Echiurida)包括螭目(Echiuroinea)和无管螭目(Xenopneusta)。

## 十七、须腕动物门(Pogonophora)

须腕动物是惟一没有口和消化管的非寄生三胚层无脊椎动物。细长的触手是须腕动物门的主要鉴别特征。须腕动物与其他动物类群的触手不同之处在于它们具有微小的羽枝,这些羽枝系由单一的表皮细胞延长而成,具有吸收营养物质的功能。营底埋生活,分布于世界各大洋。须腕动物栖居在几丁质-硬蛋白构成的栖管内。栖管外表细如玉米须或较粗;大多数属的栖管具褐色或黄色的色带。动物身体细而长,其多数种类的宽度(直径)不到1mm,但体长却为体宽的100倍以上。须腕动物的身体前后共分为4部分,触手区系动物体的前部,细长的触手由圆形或三角形的位于触手区背面的头叶基部腹面伸出,从单一的螺旋形触手到多达200根以上排列成螺旋形圆柱体的触手;腺体区位于触手区和躯干部(生殖区)之间,较短,其主要功能是分泌几丁质-硬蛋白构成的栖管;躯干部极长,具许多外乳突和其他几丁质附着构造;尾体系动物体后末端的分节区,尾体系由5~23个体节构成,有助于动物在海底淤泥中凿穴活动。触手可能是须腕动物气体交换的主要部位。须腕动物具闭管式循环系统,背腹中央有背血管和腹血管。触手区第一对体腔管兼有排泄功能。触手区背面头叶内有一主神经节,在主神经节的两侧,各有一条主神经索伸向体后,在表皮基层内有上皮内神经。雌雄异体;生殖孔的位置是其惟一的性别特征,雄生殖孔开口于生殖区靠近系带区腹面的生殖突上,雌生殖孔开口于生殖区的中部。

绝大多数须腕动物都栖息于海底淤泥中,几乎全为深水生物,其栖息深度均在100m以下,个别种能分布于深达9 735m的海沟沟底,在高纬度地区常栖息于较浅的水域,而在低纬度地区则生活于深海海沟内。生活在直立的栖管内。通常密集成群;有时数量多达每平方米200条。极少数种在烂木或其他碎屑间构筑栖管。栖管很长,一般长达10~85mm。

根据触手区体腔囊的形状、两体腔管的相对位置和精荚形状差异,须腕动物分为2目6科18属。现已发现了80多种。无角板目(Athecanephria)包括2科,角板目(Thecanephria)包括4科。现在动物学界普遍认为须腕动物门的某些类群与其



他后来发现的相似动物都具有一共同的被套体(vestimentum),应独立成一个新门——被套动物门(Vestimentifera)。

## 十八、被套动物门(Vestimentifera)

被套动物蠕虫状,虫体寓于其栖管内,两侧对称,具裂体腔。多数生活于深海热泉区域,少数分布于浅海非热泉的冷水区域,因其体躯持这类动物所特有的圆筒状构造——被套(vestimentum)而得名。所有被套动物,无论是成体或者是幼体,动物体自前至后均分为界限分明的四区:闭孔区、被套区、躯干和尾体。被套是介于闭孔区和躯干之间的体躯部分,在外观上尤如一圆筒形外套包裹动物体的前端,是被套动物特有的构造,其腹面有一梨形或泪珠形纤毛区,后者以分离的腹神经索之两部分为界。起着“心脏”作用的背血管在体躯前端第一区即闭孔区都分枝形成两种完全不同类型的鳃血管系统,轴鳃纲被套如在厚翼海沟虫所见到的轴鳃纲被套动物鳃血管系统和在巴氏瓣鳃虫所见到的基鳃纲被套动物鳃血管系统。轴鳃纲被套动物背血管和腹血管在体躯前端第一区(即闭孔区)的分支与闭孔体垂直,鳃血管及其分枝在每一瓣鳃基部的水平处产生短的血管,这些短血管与横向的鳃瓣血管相连。现有 10 余种,分隶于 2 纲 3 目 5 科,即基鳃纲(Basibranchia),包括瓣鳃虫目(Lamellibrachiida)和泉口虫目(Tevniida),轴鳃纲(Axonobranchia),包括海沟虫目(Riftiida)。大多数为热泉动物,但是瓣鳃虫目的瓣鳃虫科的 2 个种即分布于南加里福尼亚太平洋沿岸的巴氏瓣鳃虫(*Lamellibranchia barhami*)和分布于圭亚那大西洋沿岸的路氏瓣鳃虫(*Lamellibranchia luyme*)为非热泉冷水种。

被套动物是随着海底热流调查而在世界各地不断发现的,除被套动物外,海底热流生物群落中还有多毛类、贝类、蔓足类和蟹类等甲壳类等底栖生物。研究海底热水生物生命起源及生态过程以及研究海底热水的形成机制和来源,将可能带来生命科学和地球科学的重大理论突破,已日益受到了世界海洋学家的普遍关注。

## 十九、软体动物门(Mollusca)

### (一) 概 论

软体动物身体不分节(单板纲例外),左右对称(腹足类某些种类例外);身体可分为头(双壳类例外)、内脏团、足、外套膜和贝壳(尾腔纲和沟腹纲例外)五部分;口腔内有颚片和齿舌(双壳类两者皆无);神经系统有一个绕食道的神经环,其上部为脑神经索,下部为口神经索,向后两侧各延伸二条神经,背面两条为侧神经索,腹面两条为足神经索,它们分别同侧神经节和足神经节相连接;体腔退缩为围心腔;发育期常经过担轮幼虫期和面盘幼虫期。头位于身体前部,其上有口、眼、触角和其

他感觉器官,有些种类头部不发达(掘足纲)或完全消失(双壳纲);足位于身体的腹部,随着生活方式的不同和对外界环境的适应,出现了各种形状。固着生活的种类足退化或消失了,而头足纲的足着生于头部口的周围;外套膜包被着身体,贝壳就是由它分泌;贝壳是软体动物的主要特征,腹足纲多数具有一个旋转的贝壳,双壳纲有左右两片贝壳,多板纲的8枚贝壳呈覆瓦状排列在背部,头足纲的贝壳退化,多为内壳。贝壳的结构可分为3层,最外层的角质层称为壳皮或皮层,中间为棱柱层,内层为霏石构成。

大多数软体动物是生活在海洋中,主要是以底栖生活为主。营底栖生活的软体动物其垂直分布范围很广,从潮间带上区到超深渊带都有它们的分布。目前发现底栖生活的软体动物其垂直分布的最深记录为10 415~10 687m。它们是采自汤加海沟。底栖软体动物的分布除受到水温和垂直深度的制约以外,盐度和沉积环境也起到一定的作用。一些低盐种仅出现于河口和红树林等低盐水域。

在软体动物腹足纲中还有一些营浮游生活的种类。

游泳的软体动物主要是头足纲的种类,它们利用特有的运动器官——漏斗喷出水流,以反作用力使之前进或后退。双壳类中的扇贝科、铰蛤科和蛭螂也能作短距离游动,它们不断地开闭双壳,同样也利用水的反作用力来驱动其前进。

除上述三种自由生活方式以外,尚有寄生和共生的软体动物。软体动物的摄食机制和食性也是各有特点。它们中有凶残的掠夺性肉食者,有过滤水体中浮游颗粒者,有拣取沉积物中的有机碎屑为食者,还有刮取底栖硅藻和取食大型藻类者,少数种类以动物尸体为食,而寄生的种类依赖吸取寄主的体液为生。

## (二) 经济意义

软体动物由于多数行动迟缓,又多生活在潮间带和浅水区,早在史前文化遗址中,就发现有大量食用后留下的贝壳,说明它们早已为人们所利用。随着人类社会的进步,对软体动物的开发已由近海浅水区扩展到远洋。由于人民对其需求的不断增加,目前仅靠捕获自然群体已不能满足需要,因而对许多种开展了大规模的人工养殖,以我们国家1993年的统计为例,在 $2\,260 \times 10^4\text{t}$ 的养殖产品中,贝类就占有18%,为 $412.7 \times 10^4\text{t}$ 。

可以食用的软体动物很多,主要是双壳纲、腹足纲和头足纲中的种类,如鲍鱼、红螺(*Rapana* spp.)、玉螺、蚶科(*Arcidae*)、牡蛎(*Ostrea*)、扇贝(*Chlamys*)、江珧(*Atrina*)、竹蛭(*Solen*)、文蛤(*Meretrix*)、蛤仔(*Ruditapes*)、乌贼(*Sepia*)、枪乌贼(*Loligo*)等,其中不少种是名贵的海珍品。曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)渔业过去曾是东海的四大渔业之一,年产量可达 $5 \times 10^4\text{t}$ 。

不少贝类可作药用,如鲍的壳,乌贼的内壳——海螵蛸,珍珠等,可消炎明目。乌贼的墨囊可治疗子宫出血,早已投入生产。国外尚有从双壳类中提出蛤素,用以



抑制癌的生长。

许多小型低值贝类,由于个体小不能直接为人所食用,但是由于数量大,可作家禽和鱼虾养殖中的饲料,如河蓝蛤、凸壳肌蛤(*Musculus senhousei*)。贝壳还可作工艺品,贝雕就是利用各种贝壳加工制成的,深受人们喜爱。热带的贝壳大都具有美丽的花纹和鲜艳的色彩,可用作观赏。多数软体动物具有的石灰质贝壳,可作为化石保存下来,这些化石可供地质上地层的划分;又可通过它们对古地理、古环境作出判断。此外在历史上多种宝贝(*Cypraea*)曾作为货币来流通。

海洋软体动物除有益人类一面之外,尚有其有害的一面,如芋螺科的一些种类可施放有毒的齿舌,严重时能危及人们的生命。在热带水域进行采集时对一些花纹和色彩美丽的芋螺要特别注意。船蛆科(Tecedidae)的种类专在木材中穿孔生活,对木质渔船和渔具以及木质建筑危害极为严重;海笋科(Pholasidae)的种类,也称凿石虫,它们能在坚硬的石灰岩中穿孔生活,对建港所用的石灰岩石料具有破坏作用,在塘沽新港就曾发生过凿石虫对港口建筑体的破坏。营固着和附着生活的软体动物,如牡蛎、贻贝能够附着在船、舰的底部,增加了船体的磨擦力,减低了船、舰的航行速度,为了消除其影响,不得不使船舰每年上坞,消除它们。如果这些动物附着在水下武器水雷上,可增加其重量,使之下沉,不能保持在释放时的水层中,从而失去了预期的御敌作用。附着生物的危害还表现在沿海工厂用海水作冷却水时,它能堵塞其管道,海水无法通过。因此附着生活的软体动物对国民经济的发展,对国防建设都起着不可忽视的破坏作用。

### (三) 分 类

软体动物门一般分为 8 个纲,即尾腔纲(Caudofoveata)、沟腹纲(Solenogastres)、多板纲(Polyplacophora)、单板纲(Monoplacophora)、掘足纲(Scaphopoda)、腹足纲(Gastropoda)、双壳纲(Bivalve)和头足纲(Cephalopoda),其中前两个纲过去称为无板纲(Aplacophora)或沟腹纲,同多板纲一起又曾统称为双神经纲(Amphineura)。

尾腔纲身体延长,呈蠕虫状,可分头、躯干和尾三部分;体长 2~140mm;完全海产,营底内埋栖生活,头朝下,尾部向上。以微生物和有机碎屑为食。包括毛皮贝科(Chaetodermatidae)。

沟腹纲体长形,蠕虫状,体长 1~300mm;成体无壳也无足,仅在腹面有一足沟,是足退化留下的痕迹;雌雄同体,肉食性。海产,常攀附于柳珊瑚等腔肠动物体上,食其水螅体。包括上月贝科(Epimeniidae)。

多板纲身体扁平,卵圆形或长圆形的轮廓;背部有 8 枚覆瓦状排列的壳板,壳板周围称环带,其上常有各种石灰质的棘、刺和鳞片等。头在腹面前方,其上无触角和眼;足特别宽大,足的周围有一沟,沟内具羽状本鳃。完全海产,多数生活在潮间带和潮下带浅水区,波浪活动剧烈的岩石上,以藻类为食。它们是狭盐动物,一

一般在河口区很少发现,如铰石鳖科(Ischnochitonidae)。

单板纲大部为化石种,它们在前寒武纪(precambrian)开始大量发展,直到泥盆纪(devonian)才大部分绝灭。现生种的口内有颚片和齿舌,无胃盾,肠在背部有6个迂回。发现于亚丁海、南大西洋和太平洋,栖息于2 000~7 000m深处。如罩贝科(Tryblidiidae)。

双壳纲身体被以在背部由韧带相连的左右两片石灰质贝壳;有前、后两个闭壳肌,其作用与开启双壳的韧带相反,专司两壳的闭合;贝壳和韧带由外套膜所分泌,外套膜包被了整个内脏囊;外套膜由外套肌附着于贝壳的内边缘,在贝壳内留有外套痕;动物无头,口中无齿舌;鳃在身体两侧各有两瓣,用以呼吸和摄食;口部有唇瓣一对,其上有供筛选食物颗粒的纤毛。分布于海洋、淡水和半咸水中,有许多种个体大,数量多是人们的传统捕捞对象,是名贵的海珍品,现在已有不少种进行了人工养殖,如蚶科(Arcidae)、贻贝科(Mytilidae)、江珧科(Pinnidae)、珍珠贝科(Pteriidae)、扇贝科(Pectinidae)、牡蛎科(Ostreidae)、鸟蛤科(Cardidae)、砗磲科(Tridacnidae)、蛤蜊科(Mactridae)、竹蛏科(Solenidae)、帘蛤科(Veneridae)、海笋科(Pholadidae)、船蛆科(Teredinidae)等。

掘足纲具有一个两侧对称,前、后端开口的石灰质管状外壳;壳向背方弯曲,凸的方面为腹面;前端开口大,为头足孔,后端开口小,为肛门孔;通常在肛门孔的周围有不同的刻纹、缺刻、裂缝或管状套管;壳表有生长线和纵向刻纹。全为海产,碎食性,也有少数以有孔虫等小动物为食的,生活时头须深入到沉积物中搜集食物。如角贝科(Dentaliidae)。

腹足纲动物可分头、足、内脏囊三部分;多数种具有一个螺旋的石灰质的贝壳,贝壳的顶部具有不同于其他螺层的刻纹,称为胚壳。本纲动物适应能力较强,遍布于世界,在陆地、淡水和海洋中都有分布,是软体动物门中种类最多的1纲,如翁戎螺科(Pleurotomariidae)、鲍科(Haliotidae)、马蹄螺科(Trochidae)、凤螺科(Strombidae)、玉螺科(Naticidae)、宝贝科(Cypraeidae)、冠螺科(Cassididae)、鹑螺科(Tonnidae)、骨螺科(Muricidae)、织纹螺科(Nassariidae)、芋螺科(Conidae)、塔螺科(Turridae)等。代表种有龙宫翁戎螺(*Entemnotrochus rumphii*)、皱纹盘鲍(*Haliotis discushannai*)、大马蹄螺(*Trochus nitidus maximus*)、蜘蛛螺(*Lambis lambis*)、扁玉螺(*Neverita didyma*)、货贝(*Monetaria moneta*)、虎斑宝贝(*Cypraea tigris*)、冠螺(*Cassia cornuta*)、中国鹑螺(*Tonna chinensis*)、脉红螺(*Rapana venosa*)、纵肋织纹螺(*Nassarius variciferus*)、信号芋螺(*Conus litteratus*)、奇异宽肩螺(*Thatcheria mirabilis*)等。

## 二十、节肢动物门(Arthropoda)

节肢动物门一般分为三叶虫亚门(Trilobitomorpha)、有螯亚门(Chelicerata)、甲壳动物亚门(Crustacea)和单肢亚门4个亚门,18个纲。以下介绍现生的、与海洋



有关的甲壳动物亚门和有螯亚门的海蛛纲(Pycnogonida)和肢口纲(Merostomata)。

## (一) 甲壳动物亚门

### 1. 概论

为节肢动物门的一个亚门,通称甲壳动物。具2对触角,以鳃呼吸,发育常有变态。常见的大形种类,如虾、蟹、龙虾等常具坚硬外壳因而得名。多数水生,也有少数为陆栖、共栖或寄生。全世界接近40 000种,分布广泛。常见的甲壳动物除虾、蟹外还有丰年虫、哲水蚤、藤壶、鼠妇、钩虾、糠虾、涟虫、麦秆虫、磷虾、寄居蟹等。

甲壳动物形态变化很大,最小的,如猛水蚤体长不到1mm;最大的巨螯蟹,两螯伸展开时宽度可达4m。一般体呈长筒形,体节分明,全体分头、胸、腹3部分。头部由6体节愈合而成,第1节无附肢,其余每节有1对附肢(2对触角,1对大颚,2对小颚)。头部与胸部体节常有愈合现象,合称头胸部。十足目、磷虾目、糠虾目、口足目、涟虫目等的种类自头部后缘生出一片背甲,称为头胸甲,包被整个或部分头胸部;有的种类具双瓣的介壳形壳包被的个体躯和附肢(如介形纲、介甲目);有的为肉质外套,外表有钙质壳板包围(如蔓足纲)。低等甲壳类胸部与腹部分界不明显,合称躯干部(如鳃足纲)。高等甲壳动物——软甲纲身体分节数目基本固定,胸部为8节(每节1对附肢),腹部为6~7节(具6对附肢),外加一个尾节不具附肢。除软甲纲外,其他各类腹部均无附肢,但末节有一对尾叉,躯干肢数目变化很大,最少者2对(介形纲)最多者60多对(背甲目——蜚甲)。甲壳动物各体节外骨骼由两部分构成,背面一片为背甲,腹面一片为腹甲。背甲两侧常向外(下方)延伸,称为侧甲,附肢一般着生在腹甲的两侧。

甲壳动物主要栖于海洋,少数种生活在淡水,如江河、湖泊、沼泽、水库、沟渠和水池,有的栖于地下水或泥土内,还有少数种为陆栖。海中生活的种类从潮间带到近万米深的海沟;陆上生活种类从平原到近4 000m的高山都有分布。绝大多数的甲壳动物都是自由生活的,有不少种类营浮游生活。在海洋和淡水的浮游动物中,甲壳类为最占优势的类群,如桡足纲、枝角目、端足目、磷虾目和十足目的毛虾、樱虾等,常大量密集成群,在表层或深层水中均占优势,这些类别的腹肢发达,适应漂浮和游泳生活。大多数甲壳动物是底栖的,尤其是在海洋环境中,栖息着各种大小不同、构造迥异的甲壳类,如潮间带大量成群的蟹、寄居蟹、等足目、端足目,成群固着的藤壶,浅海占优势的虾、蟹、虾蛄、桡足纲的猛水蚤,深海有涟虫目、原足目、端足目等。有的潜居泥沙内,有的营穴而居,热带红树林沼泽中栖居的海蛄虾洞穴深度接近1m。淡水种有的发现于高温温泉中,如温泉虾类;有的栖于高山水体中,如山虾目;卤虫能生活在超高盐海水(卤池)或内陆高盐水体中;有些滨海陆栖种虽然能长时间适应于陆上空气中生活,但繁殖时要进入海水,幼虫阶段必须在海水中共度过,如椰子蟹。有些甲壳类为寄生种类,如桡足亚纲的鱼虱目、颚虱目,蔓

足亚纲的根头目、等足目的鳃虱类等。另有许多种行共栖或共生生活,如鼓虾科的许多种,长臂虾科、隐虾亚科、少数端足目、蟹类和蔓足亚纲分别与珊瑚、海葵、海鸡冠、海绵动物、棘皮动物共栖,寄居蟹的某些种与海葵共生。

## 2. 经济意义

甲壳动物是重要的经济类群,许多种是主要的捕捞和养殖对象,在国民经济中占有重要地位,如十足类的虾和蟹,种类繁多,肉质细嫩,滋味鲜美,营养丰富,可以做多种味美的菜肴,深受广大人民群众喜爱。除鲜食外,还可以制成干品或冰冻,运销全国各地。目前边远海域和深海的甲壳类资源已受到重视,如南极磷虾。许多甲壳动物在海洋和淡水中是鱼类和虾类的天然饵料,如磷虾、糠虾、虫戎类和浮游桡足类是上层鱼类的重要食物,而底栖小形甲壳动物则是中下层鱼虾类的重要饵料,它们的数量变化直接影响经济鱼类的生长和资源量,对渔业生产起着重要的作用。

重要的经济种类有:中国对虾(*Penaeus chinensis*)、日本对虾(*P. japonica*)、斑节对虾(*P. monodon*)、墨吉对虾(*P. merguensis*)、长毛对虾(*P. penicillatus*)、刀额新对虾(*Metapenaeus ensis*)、近缘新对虾(*M. affinis*)、中型新对虾(*M. intermedius*)、沙栖新对虾(*M. moyebi*)、周氏新对虾(*M. joyneri*)、鹰爪虾(*Trachypenaeus curvirostris*)、长足鹰爪虾(*T. Longipes*)、澎湖鹰爪虾(*T. pescadorensis*)、尖角鹰爪虾(*T. sedili*)、马来鹰爪虾(*T. malaianus*)、哈氏仿对虾(*Parapenaeopsis hardwickii*)、刀额仿对虾(*P. cultrirostris*)、细巧仿对虾(*P. tenella*)、亨氏仿对虾(*P. hungerfordi*)、角突仿对虾(*P. cornuta*)、中华管鞭虾(*Solenocera crassicornis*)、须赤虾(*Metapenaeopsis barbata*)、菲赤虾(*M. philippi*)、中国毛虾(*Acetes chinensis*)、日本毛虾(*A. japonicus*)、脊尾白虾(*Exopalaemon carinicauda*)、东方白虾(*E. orientalis*)、秀丽白虾(*E. modestus*)、中国龙虾(*Panulirus stimpsoni*)、波纹龙虾(*P. homarus*)、锦绣龙虾(*P. ornatus*)、密毛龙虾(*P. penicillatus*);三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)、红星梭子蟹(*P. sanguinolentus*)、日本蜆(*Charybdis japonica*)、斑纹蜆(*Ch. feriatius*)、锯缘青蟹(*Scylla serrata*)、中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)、口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)等。

许多甲壳动物对人类有害,如等足目的蛀木水虱和团水虱穴居海中木材内,大量繁殖时能破坏海港或码头的木质建筑物。蔓足亚纲的藤壶附着于船底、浮标或其他水下设施下,能减低船只行驶速度,浪费燃料或使浮标、平台、水雷等设施下沉,失去作用。寄生甲壳类,如寄生桡足类、等足类、蔓足类等,常使寄主(鱼类、虾、蟹类等)停止生长,不能成熟和繁殖。某些淡水种,如毛蟹、沼虾、喇蛄等是肺吸虫的中间宿主,误食感染的生虾、蟹时,会受到肺吸虫的感染。

甲壳动物中有些种,如珊瑚礁栖居的熟若蟹等(扇蟹科)体内含有毒成分,误食会中毒。甲壳动物的外壳,如加工虾、蟹的下脚料——甲壳是制造甲壳素的原料,甲壳素在工业和医药学上有着广泛的用途,如人造皮肤等。



### 3. 分类

甲壳动物中有许多小型种生活在各种不同的生境中,因而许多类型被人忽略,近年正在被陆续发现和描记。已知约 25 000 种。其高级阶元分类大纲列出如下:

头虾纲(Cephalocarida),包括短足目(Brachypoda),海生,有 4 属 9 种;鳃足纲(Branchiopoda),包括背甲目(Notostraca,如丰年虫、卤虫等)、介甲目(Conchostraca,如蜉蝣)、枝角目(Cladocera,如水蚤)、无甲目(Anostraca);浆足纲(Remipedia,海生,仅 1 种);微虾纲(Tantulocarida,海生,营寄生生活,有 4 种);颚足纲(Maxillopoda),体形变化极大,一般分头胸部和腹部,多具单眼,下分 4 亚纲,即须虾亚纲(Mystacocarida),包括须虾目(Mystacocaridida);蔓足亚纲(Cirripedia),全为海产,极少数为半咸水种,约有 1 000 种,包括囊胸目(Ascothoracica)、围胸目(Thoracica,如藤壶)、尖胸目(Acrothoracica)和根头目(Rhizocephala);桡足亚纲(Copepoda),主要为海生,占海洋浮游动物的大部分,共约 8400 种,包括哲水蚤目(Calanoida)、猛水蚤目(Harpacticoida)、剑水蚤目(Cyclopoida)、鱼虱目(Caligoida)、颚虱目(Lernaeopodoida)、怪水蚤目(Monstrilloida)和瘤水蚤目(Notodelphioida);鳃尾亚纲(Branchiura),多为淡水种,少数海生;介形纲(Ostracoda),身体不分节,全外包有 2 个介壳,海、淡水均有,共约 5 600 种,包括壮肢亚纲(Myodocopa)、尾肢亚纲(Podocopa)和古肢亚纲(Palaeocopa);软甲纲(Malacostraca),为高等甲壳动物,分 3 亚纲,即叶虾亚纲(Phyllocarida)、掠叶亚纲(Hoplocarida)和真软甲亚纲(Eumalacostraca)。

叶虾亚纲头胸甲为双瓣介壳形,腹部 7 节,尾节具尾叉,全为海产,共约 10 种,仅薄甲目(Leptostraca)1 目。掠叶亚纲胸足附肢有颚足 5 对,步足 3 对,全海生,共约 400 余种,仅口足目(Stomatopoda)1 目,如口虾蛄。真软甲亚纲包括种类甚多,是甲壳动物中经济价值最大的一类,包括合虾总目(Syncarida)、全虾总目(Pancarida)、囊虾总目(Peracarida)和真虾总目(Eucarida)。

囊虾总目包括穴虾目(Spelaegriphacea)、糠虾目(Mysidacea)、端足目(Amphipoda)、等足目(Isopoda)、原足目(Tanaidacea)和涟虫目(Cumacea)。

真虾总目包括磷虾目(Euphausiacea)、异虾目(Amphionidacea)和十足目(Decapoda)。

十足目多数海生,少数淡水生和陆生,约 10 000 种。分为枝鳃亚目(Dendrobranchiata)和腹胚亚目(Pleocyamata)。如对虾类、猬虾类、真虾类、螯虾类、龙虾类、寄居蟹类、蟹类等等。

## (二) 海 蛛 纲

海蜘蛛类是节肢动物门有螯亚门的 1 纲。这类动物的身体由于有螯肢、触肢

和4对长的步足,形状和蜘蛛相似,又完全产于海洋,因而得名。

海蛛类身体通常细小,其大部分种类为不超过10mm长的小型种,体躯相当退化,由头、胴和腹三部分构成。在头的前方为一较大的吻,吻呈圆筒形、圆锥形或纺锤形,其顶端有三角形的口。头本身不明显,原由3个体节愈合而成,介于吻基至第1对步足基部之间,背面有一个小突起,称眼丘,上有4个单眼。胴部一般由4个体节构成。腹部十分退化,无分节现象,也无附肢,末端为肛门。螯肢着生于吻的基部上方,由柄节和螯构成,螯上有1个活动指及1个不动指。触肢在螯肢后外侧,抱卵肢在触肢后方、头的腹侧面,通常有10节,顶端有爪,顶端的4节常卷曲成环状,内缘生有几列锯齿形刺。步足很发达,着生于胴部每节的两侧突起上,都有8节构成,顶端有爪,步足基部3节很短,称第1、2、3基节,其次为较长的股节、第1胫节和第2胫节,再次则为跗节和掌节。生殖孔位于第2基节腹面,其形状、数目和位置,随性别和种类而异。雌雄异体,其生殖导管进入步足,可达第2胫节,生殖孔在第2基节的腹面,雌性的较大,雄性的较小,生在一个明显的疣上。多数雄体股节的背面都有一些腺体,能分泌黏性物质,使受精卵胶结成球块,通常聚集到雄性抱卵肢上。受精卵孵化后经过原丝海蛛幼体阶段至成体。这种幼体就其有单眼、盲肠和3对步足而言,则像无节幼体。

海蛛类是食肉性动物,它们以吸吮腔肠动物、苔藓动物和海绵动物为生,深海大型种类巨吻海蛛可能是食沉积物中的小型动物。分布于世界各海,而以南北两极的寒冷海域最为常见,其他海域较少,从潮间带到6800m的大洋深沟海底都有,但多数栖息在浅海区,主要营底栖生活。

通常将海蛛纲直接分到科。现有已知种的1000种,分隶于有8个特征明显的科。这些科根据抱卵肢在雌、雄个体上的有无,可分为两组。①两性个体都有抱卵肢:有丝海蛛科(Nymphonidae)、美海蛛科(Callipallenidae)、沙海蛛科(Ammothoidae)、长柱海蛛科(Tanystylidae)和巨吻海蛛科(Colossendeidae);②仅在雄性个体上有抱卵肢:尖海蛛科(Phoxiciliidae)、吻海蛛科(Endeidae)和海蛛科(Pycnogonidae)。

### (三) 肢 口 纲

肢口纲也属节肢动物门的有螯亚门。现存种类全部生活在海洋中,以书鳃呼吸,头胸部具6对附肢,第一对为螯肢,螯肢短小,3节,其余附肢由6节构成,末节一般为钳状,最后一对呈耙状,易于掘土。腹部不分节,有一剑尾,腹部有6对附肢,第一对附肢特化为生殖厣,其余5对腹肢双肢形,外肢宽大,内肢细长,外肢后方体壁向外突出并折叠成页状,称为书鳃。腹肢是肢口纲的游泳和呼吸器官。排泄器官为基节腺。发育中要经过一个三叶虫幼虫期。身体较大,10~60cm。单眼1对,位于背中央纵脊前端的两侧,复眼1对,各位于背侧纵脊的外侧。肢口纲现存种不多,仅3属5种。如中国鲎(*Tachypleus tridentatus*)。由于肢口纲动物是很古



老的类群,而且其形态和生理变化不大,因而其血清在免疫学研究方面用途很广。

## 二十一、苔藓动物(Bryozoa)

### (一) 概 论

苔藓动物系真体腔动物中营固着生活的水生群体无脊椎动物。体不分节,没有呼吸、循环、排泄系统,因有些群体形如苔藓而得名,又因肛门开口于触手冠之外,而有外肛动物(Ectoprocta)之称。苔藓动物除少数栖息在淡水或半咸水水域外,绝大多数都生活在海洋中。从潮间带到8000m深的海底,从寒冷的极地水域到热带海洋,都有苔藓动物的分布,但多数栖息在大陆架浅海。根据中国东海的资料,苔藓动物在水深40~150m范围内数量最多。所有苔藓动物都毫无例外地以群体(colony)方式生活,群体是苔藓动物的生存单位,一个群体是一个可与单体动物相比拟而与环境相互作用的完整生命机体。绝大多数种的苔藓虫群体都由成百上千甚至几万个个虫组成,个虫是无性繁殖产生、分别执行诸如摄食、生殖或支撑等主要生理或结构功能的自然联系的形态单位。苔藓动物对生活环境具有高度适应能力,即使是同一物种,也会因环境条件的不同而发生群体形态的变异。这种群体变异普遍存在于许多沿岸水域的污损苔虫(*Fouling bryozoans*)中,是苔藓动物采取的生存策略,以适应不同性质的附着基。苔藓动物摄食水中的悬浮物。当触手冠伸出体外时,触手即伸展成触手钟,含有食物颗粒的水从触手冠上部进入触手钟内,然后聚集在口的上部,进入富有弹性的咽内,借咽的突然膨胀,吸入胃内。

苔藓动物没有视觉和听觉器官。控制虫体活动的惟一中枢机构是位于虫体顶端、口和肛门之间的类球形神经节。苔藓动物群体为雌雄同体,个虫多数也为雌雄同体。精巢位于胃绪(funiculus)上,卵巢通常在个虫体壁上。所有苔藓虫的幼虫经长短不一的浮游期后都会在遇到适宜的附着基后附着变态,进入生活史中最终的附着或固着生活阶段。幼虫变态后形成群体的起点,即初虫或初虫群,群体其余部分的个虫均由初虫或初虫群开始以无性出芽方式不断复制而成。

苔藓动物是底栖生物,一般都附着或固着在坚硬的附着基上生活,少数种类借其特有的附着机构定着于泥沙中生活。各类苔藓动物对附着基都有一定的选择性。

### (二) 经济意义

苔藓动物的钙质骨骼相当坚固,其化石在地层对比分析中有一定价值。现生海产苔藓动物中生活在潮间带和潮下带的某些种类是污损生物群落的主要组成之一。它们附着在船底、浮标、电缆等水下设施上;有些种类与养殖贝、藻类争夺附着

基,影响采苗和养殖生产;某些淡水和海产种类常堵塞给水、排水管道。许多种类参与沿岸水域人工鱼礁礁体附着生物群落的重要组成,这些物种种群因参与人工鱼礁的育鱼机制,成为对人类经济活动有利的海洋生物。某些苔藓虫,如多室草苔虫(*Bugula neritina*)成为提取抗癌药物“苔虫素”的重要原材料,将成为具有开发前景的海洋药物资源之一。某些栉口目苔藓虫(即生活于大西洋海底种群密度很高的孤球苔虫 *Monobryozoon* 的成员)的提取物可成为防附试剂的主要材料,用这种提取物配制成的涂料可阻止附着生物附着在人工水下设施上。

### (三) 分 类

苔藓动物门分为 3 个纲,即狭唇纲(*Stenolaemata*)、裸唇纲(*Gymnolaemata*)和被唇纲(*Phylactolaemata*)。被唇纲的现在种均生活于淡水水域。狭唇纲绝大多为绝灭的化石类群,现生种属很少,包括变口目、管孔目(*Tubuliporata*)、泡孔目(*Cystoporata*)、窗孔目(*Fenestrata*)和隐口目(*Cryptostomata*)。管孔目因其个虫均呈管形而得名,是狭唇纲中惟一有现生种类的目,现生种类的计有 22 科 60 余属,其中只有 4 科约 30 属纯为现生属种。

裸唇纲是苔藓动物门中包括现生类群最多的 1 纲,因其个虫虫体口部无褶皱构造(口上突起)掩盖而得名。绝大多数裸唇类群体属于被覆型,由连成片的个虫直接附着在各种基质上。绝大多数种类分布在海洋里,从潮间带至大洋底部都有,但通常栖息在水深 200m 以内的陆架区。在潮间带,一般分布在海藻比较丰富的岩礁地区;在陆架区,多半附着在扇贝类、蛤类等表面具肋状构造的贝壳上,或与水螅、珊瑚类等组合在一起。在泥质海底或陆架斜坡以及斜坡以外的区域,种类大大减小;这是由于那里不仅缺少必要的附着基,而且淤泥环境也不利于摄食和呼吸。本纲少数种类能分泌磷酸盐,钻入贝壳营钻孔生活。主要以硅藻和原生动物为食。本纲分 2 目:栉口目(*Ctenostomata*)和唇口目(*Cheilostomida*)。栉口目分为 2 个亚目,即原栉口亚目(*Protoctenostomata*)和真栉口亚目(*Euctenostomata*)。前者仅包括 1 科,后者则包括 23 个科。唇口目是裸唇纲的一个大目,是现代苔藓动物中最繁茂的一类,是现生苔藓动物中群体形状变化最大、个虫形态高度分化并且种类最多的一大类群。唇口类对海草和大型海藻的选择性十分明显。从潮间带至水深 8 030m 的深海海底都有分布。最新的唇口目分类方案为 5 亚目的系统,即原唇口亚目(*Protocheilostomina*)、无卵室亚目(*Inovicellina* Jullien)、软壁亚目(*Malacostegina*)、新唇口亚目(*Neocheilostomina*)和有囊亚目(*Ascophorina*)。

世界上已发现苔藓虫约 20 000 种,其中 1/4 左右为现生种。管孔目苔藓虫有 34 科 300 余属,在已绝灭的 12 科 240 余属中,部分已被归于泡孔目中,其余 22 科 60 余属中,18 科 40 属既有化石种又有现生种,纯现生管口类只有 4 科约 30 属。中国近海管孔目苔藓虫约 150 种,分隶于 8 科 18 属。栉口目苔藓虫约有 30 余科



80 余属,其中现生类群有 26 科 51 属,产于淡水水域的仅 1 科 1 属,而产于海洋的有 25 科 50 属,产于中国近海的栉口目苔藓虫约 50 种,分隶于 16 科 22 属。唇口目苔藓虫现有 84 科 460 属,中国近海唇口目苔藓虫约 1 000 种,分隶于 65 科 150 余属。因此中国近海海产苔藓虫物种总数约为 1 200 种(约占世界物种总数的 1/4),分隶于 83 科 190 余属。

## 二十二、帚形动物门(Phoronida)

帚形动物是体腔动物中最小的门类之一,通称帚虫。虫体呈蠕虫状,不分节,体躯前端具马蹄形或螺旋形触手冠。全为海生。每个个体自由栖居于薄的栖管内,潜埋于沙泥海底,或在石灰石和贝壳中营钻孔生活。栖管由虫体体壁分泌的透明黏性物质与海水接触后硬化而成。虫体体长一般在 100mm 以下,包括触手冠和体躯两部分。触手冠为体的前端,由一个能伸缩的基盘和许多中空的触手构成。体躯呈圆筒状,直径上下几乎相等,但后端稍膨大,膨大的后端称为端球。体躯表面有模糊的环纹,但无体节之分。肛门位于前端触手冠外的乳突上,其侧面有一肾管孔。由于体轴显著弯曲,虫体由原来的背面向体躯前部、口和肛门中间缩短,故消化管呈“U”字形,消化管由口、食道、胃、肠、直肠和肛门组成。体壁帚虫的柔软体壁从外到内由表皮、基底膜、环走肌、纵走肌和腹膜 5 层构成,成体的体腔由体腔和触手冠腔组成,两者由腹肠间膜隔开。成体的循环系主要由纵走体躯的两条血管和走向触手冠内的环状血管构成,前者系幼虫血管的继续,后者由幼虫襟腔变化而来。在成体体腔前端直肠侧面有一对“U”字形肾管,系幼虫原肾在变态后于体腔内开有肾孔而成。多数种类为雌雄同体,精巢位于腹面,卵巢位于背面。受精卵经一系列胚胎发育过程成为辐轮幼虫,经变态成为幼帚虫。

全世界约有 14 余种,分为 1 科 2 属,即帚虫科(Phoronidae),帚虫属(*Phoronis*)和领帚虫属(*Phoronopsis*)。帚虫属约有 10 种,领帚虫属约有 4 种。

## 二十三、腕足动物门(Brachiopoda)

腕足动物门是具真体腔的海生无脊椎动物。这类动物以两枚外壳包裹,或以外壳掘沙而营底埋生活或借柄状肉茎附着而营附着生活。包裹体躯的外壳由腹壳和背壳组成,外壳的形状是腕足动物目级分类单元的分类依据。腹壳一般大于背壳。腹壳与动物固着有关,背壳与触手冠有关。壳内有若干肌痕。背腹两壳或以动物体的柔软组织黏合一起,或借两壳的齿槽装置铰合在一起。背壳内面有一钙质腕骨,用以支持触手冠。肉茎系由两壳后端或由肉茎孔伸出的圆柱形构造,是腕足动物露出体外的惟一器官,固着在腹壳上。肉茎伸出的一端或有肉茎孔的一端为前端,相应的一端为后端,有腕骨的一面为腹面,故背壳又叫茎壳,腹壳又叫腕

壳。体躯呈袋状,仅占两壳所裹内腔的后 1/3,其余 2/3 由外套占据。外套系体壁的叶状延伸,外表面分泌背腹两壳,并把两壳连系在一起,内表面分泌腕骨用以支持触手冠,触手冠位于外套腔内,由腕骨支架,分化程度较高。体壁由表皮、结缔组织、肌纤维、神经网和腹膜构成。真体腔分前腔、中腔和后腔。除后肾口外,体腔为封闭系统。消化管由口、食道、胃、肠组成,或终于肛门向外开口,或终于盲囊而开口于体腔,有一对消化腺。神经系统由一较小的食道上神经节和一较大的食道下神经节构成。循环系统由背血管和若干膨大的心囊组成。后肾 2 对,兼有排泄及生殖导管两种功能。除体壁肌纤维外,还有发达的闭壳肌、开壳肌和调节肉茎活动的肌束。绝大多数为雌雄异体。少数种类有育卵习性,但绝大多数行体外受精。腕足动物有聚生现象,即 1 种或数种个体常聚集在一起。大部分腕足类是底上动物,它们或者直接以腹壳或者以肉茎固着在岩石、贝壳等坚硬的基质上营固着生活,通常腹壳在上,背壳在下,水平横卧在基质上。但海豆芽和舌壳贝比较活动,借助肉茎收缩或背壳上下活动掘孔营钻穴生活,属于底内动物。腕足类与其他触手冠动物一样,经触手纤毛运动摄取食物,通常的食物有硅藻、放射虫、软体动物幼虫、海藻碎片等。

腕足动物全系海生,从北极至南极,从低潮线下至 5 000m 左右的深海海底,都有它们的代表。生活在潮间带的种类为数极少,纯粹深海种类也不多,绝大部分种类生活在大陆架浅海底。腕足类喜生活在冷水区域,纯热带性种类甚少。

腕足动物约有 700 多属,几乎全系化石,现生种只有 300 多种。分为两个纲。无铰纲(Ecardines)的壳内后部无铰合装置,壳质为磷酸盐和几丁质,无腕骨,消化管终于肛门向外开口,幼虫期长,消化管、触手冠和成体肌肉(至少大部分)在动物附着以前就已出现,幼虫不经变态或外套倒转。分为无穴目(Atreмата)和新穴目(Neotremata)。具铰纲(Testicardines)的壳内后部有铰合构造,壳质为碳酸钙,有腕骨,消化管终于盲囊,开口于体腔内,幼虫期短,附着后即行变态,外套发生倒转、前移,幼虫附着后才出现消化管、触手冠和成体肌肉。分为古穴目(Palaeotremata,全为化石类群)、原穴目(Protremata)和终穴目(Telotremata)。

## 二十四、棘皮动物(Echinoderms)

### (一) 概 论

棘皮动物是普通而又引人注目的海洋动物,多数有美丽的体色和五放辐射对称的体形,所以古代人们就认识它们。古希腊人和罗马人用海胆做食品和药品。中国古书中也有关于棘皮动物的记载。19 世纪初期棘皮动物就被认为是明显的一类动物,但遗憾的是把它们和腔肠动物放在一起,称为辐射动物(Radiata)。现代分类学已将棘皮动物作为动物界单独的一门,和腔肠动物相差甚远,是无脊椎动



物中系统学地位很高的一类动物,仅次于脊索动物(Chordata)。棘皮动物都有由真皮(dermis)产生的内骨骼,而且一般都很发达,由碳酸钙构成,每个板均为单晶的方解石。海胆的内骨骼最为发达,骨板紧密愈合成壳。蛇尾和海百合的腕骨板成椎骨状。海星步带骨也为椎骨状,但背板常呈铺石状、覆瓦状或网目状。海参类骨板变为微小的骨针或骨片埋没于真皮之下。骨板常带突起或棘,突出于表皮,故名棘(echino)皮(derma)动物。

棘皮动物种类大小差别很大,多数为小形,一般长度或直径约数厘米,最小的海胆和海参长仅数毫米,而大的斑锚参长度可达 2m,大的海星直径可达 1m,化石海百合茎长度超过 20m。棘皮动物体形差别也很大,特别是灭绝的类群。现代生存的类群都为五放辐射对称,有内骨骼和来自体腔的水管系统。但是它们的外形差异却很悬殊,从花状的海百合到蠕虫状或圆筒形的海参,以及半球形或盘状的海胆,和具腕的海星和蛇尾。新发现的海菊纲则呈扁平的盘状,没有腕和明显的肛门,水管系统为双环,在口面有管足。

棘皮动物多为雌雄异体,但在外形上难以辨别。一般都是有性生殖,产卵和精子在海水中受精。少数海参、海星和蛇尾进行无性生殖。无性生殖是靠裂体法来进行繁殖。目前已报道大约有 60 种棘皮动物靠裂体法进行繁殖,总数约为现生种的 1%。有性生殖又分直接发生和间接发生两种:前者卵大,含有大量卵黄,幼虫无浮游期,不摄取浮游生物,靠卵本身的卵黄发育为稚体;后者卵小,发育经过浮游阶段,并靠摄取浮游生物变态为稚体。间接发生的棘皮动物幼虫初期形状相同,均有三部分的消化道和纤毛环。以后随纲而异发育为形状不同的幼虫。根据形状、纤毛带和骨骼的有无,棘皮动物幼虫分 4 种类型:耳状幼虫(auricularia)(海参);羽腕幼虫(bipinnaria)(海星);蛇尾幼虫(ophiopluteus)和海胆幼虫(echinopluteus)。海百合幼虫呈桶形,称樽形幼虫(doliolaria)和尾索动物门的海樽(Doliolum)的外形相似。因此认为棘皮动物和尾索动物有亲缘关系。

水管系统是棘皮动物特有的器官,其主要作用是司管足的运动。典型的结构是:开始于筛板,经过石管,通到围绕口部的环水管,从环水管向各辐部伸出辐水管,辐水管两侧有小分支通到管足。管足基部有一坛囊,末端有吸盘。水管系统内充海水,靠肌肉伸缩,水流入和流出管足,以移动身体。环水管间辐部有波里氏囊,具储水和保持水压的作用。水管系统的结构各纲基本相同,但也有不同程度的差异。海星的筛板位于反口面的一个间辐部,海参类的筛板位于体腔内。管足末端一般都有具吸力的吸盘,但也有管足末端尖的种类。没有吸盘的管足有呼吸、摄食、挖洞和感觉等功能。蛇尾类管足变为很小的触手,主要作用是摄食和感觉。海百合的管足在腕和羽枝的步带沟内每三个排列为一簇,主司分泌和摄食。

棘皮动物的体色常特别美丽和惹人注意,特别是那些生活于珊瑚礁的种类,有红、橘黄、绿和紫色等。生活于岩石底的海胆常为紫褐色或黑褐色。穴居于沙或沙泥中的种类多为灰或灰黄色。

棘皮动物是重要的底栖动物,分布于世界各海和大洋里。棘皮动物区系随海区的不同而有很大的差异。北极海域棘皮动物区系贫乏,种类很少。南极海域棘皮动物区系发达,种类很多,多围绕大陆分布。印度-西太平洋区珊瑚礁内棘皮动物区系最为丰富(Clark, 1976),该区域水深约 20m,有棘皮动物 1 027 种,其中有 57 种为印度-西太平洋区的遍布种,即从西南印度洋延伸到夏威夷群岛。深海棘皮动物区系和浅海的不同,由特殊的类群构成,分布范围很广。温带棘皮动物区系分布范围常限于特定的温带海域,范围较狭。棘皮动物垂直分布范围很大,从潮间带到万米深渊都有棘皮动物。一般说来,各个种都分布于特定的深度范围之内。近岸或潮间带种正常不超过水深 100m。热带珊瑚礁棘皮动物一般仅限于有珊瑚分布的浅海。有少数种垂直分布范围很大,从 1 000~5 000m。有一种芋参其生长深度范围从 37~5 205m。

## (二) 经济意义

棘皮动物是具有重要经济意义的海洋无脊椎动物。海参纲中某些体壁厚的大形种,肉供食用,是著名的海珍品。刺参含有大量的黏蛋白,含有的黏多糖具有药用价值,有抗凝血作用,对某些肿瘤的生长有抑制作用。某些热带食用海参含有一种毒素,叫海参素(holothurin),对许多动物有毒性,对人类无害,但能降低某些肿瘤的生长率,故可能有药用价值。海胆的生殖腺(海胆黄)也可食用,也是一种珍馐美味,在欧洲部分地区、地中海、南美部分国家都有吃海胆生殖腺的习惯,特别是日本,认为海胆黄是最鲜美的海味,售价很高,而且从全世界其他国家进口海胆。近来我国也开始风行吃海胆卵,但由于捕捞过度 and 海况恶化,海胆资源日益减少,愈来愈难以采到。

在实验胚胎学、细胞结构和受精机制等基础理论研究方面,海胆和海星卵是很好的实验材料之一。海胆卵的发育生物学研究已进入分子生物学研究水平。海胆卵的变态情况可用来检测海水水质的污染程度。棘皮动物的经济价值随着研究的深入越来越被人们所认识,其开发应用前景广阔。

除对人类有益的方面外,棘皮动物也有其有害的一面。海星掠食经济贝类,如牡蛎、扇贝和蛤蜊等,有时会造成对贝类养殖的危害。海胆嗜吃海带和巨藻的幼苗或幼藻,对藻类养殖有时也会造成危害。钻石海胆会造成对海岸的破坏。长棘(刺冠)海星(*Acanthaster planci*)以珊瑚的水螅体为食,曾在太平洋一些岛屿和澳大利亚大堡礁造成过很显著的危害。

在海洋生态学方面,棘皮动物占有重要的地位。某些海域底栖生物群落的优势种常是棘皮动物的蛇尾或心形海胆。深海底栖生物的生物量,棘皮动物占 90%。在海洋动物地理学方面,棘皮动物常是很好的指标种。某些蛇尾常是底栖鱼类的饵料。某些以沉积物为食的海参和海胆,能大量搬运海底的腐败物质,减少



海底微生物的活动,以维持海底的生态平衡。在地质学上,化石棘皮动物种类很多,有些石灰石地层全部由分解了的海百合骨骼构成。

### (三) 分 类

棘皮动物在古生代寒武纪便已出现,迄今已有  $5.7 \times 10^8$  年的历史,包括的化石种类很多,且有很多特殊的类群,但多数已灭绝。现代棘皮动物包括海百合纲、蛇尾纲、海星纲、海胆纲和海参纲,以及新近发现的新纲——海菊纲(Concentricycloidea)。现存种数超过 6 000,描述过的化石种类接近 13 000 种。

海百合纲(Crinioidea)多营固着生活,反口面附着,口面朝上,口与肛门同在口面。腕多分支,管足退化成小触手,在管足沟的边缘,管足沟内有纤毛摆动以摄食。无筛板,石管开口于体腔。现存种常有鲜艳美丽的体色。海百合纲在太古时代很繁盛,现存种类较少,约 630 种,化石种类约 5 000 种。现存种可因身体构造分为两类,一类终生有柄,固着生活,称为柄海百合(*Stalked crinoids*),一类成体无柄,自由生活,称为海羊齿类(comatulids)或羽星类(Feather stars)。前者形似植物,可分根、茎和冠 3 部分,茎即是其柄部,冠包括萼和腕两部分。萼的上面有口、肛门和步带沟。腕的数量一般为 5 或 5 的倍数,其两侧有许多羽枝。海羊齿类的柄部仅幼体时存在,有逐渐退化称为中背板。大多数柄海百合种类生活在 200m 以下至 6 000m 的深海。海羊齿类则大多栖息在沿岸浅海岩礁底或硬底,可用卷枝附着在其他物体上或以腕摆动游泳。

蛇尾纲(Ophiuroidea)种类的身体由中央盘和 5 条细长的腕构成,中央盘与腕的界限很明显。无管足沟,具 2 行管足,由腕的下侧方伸出;管足无吸盘,失去运动功能,仅司呼吸和感觉功能。筛板在口面,消化管为简单的囊,无肛门。蛇尾纲是棘皮动物门中现存种最多的纲,现存种约 1 600 种。印度-西太平洋区域是其种类最多的海区。从潮间带直至 6 000m 深的海底均有分布,但除少数种生活在海滨外,绝大多数种为深海底栖生物。如阳隧足(*Amphiura* spp.)、真蛇尾(*Ophiura* spp.)等。

海星纲(Asteroidea)种类体扁,呈五角星形或具五条或更多的腕,腕与中央盘的界限不明显。口在下方,反口面有肛门。腕的下方有管足沟,沟内有 2~4 行管足,管足具吸盘,有运动功能。靠近中央部分的一个间步带区有一筛板。棘和钳板很短。海星纲在世界各海的沿岸、浅海和深海均有分布,特别是热带和温带海域种类较多。现存种大约 1 200 种。海星运动缓慢,多为肉食性,而且很贪吃,常给软体动物、其他棘皮动物、珊瑚、蠕虫等造成很大威胁。常见的种如面包海星(*Culcita novaeguineae*)、海燕(*Asterina pectinifera*)、罗氏海盘车(*Asterias rollestoni*)等。

海胆纲(Echinoidea)的种类体形球形或扁圆形,骨板紧密组合形成“壳”,壳的形状有半球形、心脏形、盾形等,骨板外附着很多能动的棘,棘间有管足。消化管管

状,长而盘曲,一般前端有咀嚼器。反口面有肛门。以海藻为食。现存种大约 700 种,从潮间带到 5 000m 的深海均有分布,以印度-西太平洋海域种类最多。常见者如哈氏刻肋海胆(*Temnopleurus hardwickii*)、石笔海胆(*Heterocentrotus mamillatus*)、紫海胆(*Anthocardia crasispina*)等。

海参纲(Holothuroidea)的种类长蠕虫形,口在前端,肛门在后端,附贴面为腹面,上面是背面,左右对称。骨骼退化成小片。通常有管足,石管和筛板有两副,筛板在体腔内。消化管管状,口旁有管足形成的触手,直肠突出形成水肺。海参纲分布于世界各海洋,从潮间带到 10 000m 的海沟。多在海底,有少数种可游泳。现存种约 500 种。常见的有刺参(*Stichopus japonicus*)、梅花参(*Thelenota ananas*)、海棒槌(*Paracaudina chilensis* var. *ransonnetii*)、海地瓜(*Acaudina molpadioides*)等。

通过我国学者的努力,我国棘皮动物区系已基本搞清,迄今报道棘皮动物约 580 种,但仍有不少标本尚未鉴定,估计我国现已采到的棘皮动物约 700 种,占全球总种数的 12%。

## 二十五、毛颚动物门(Chatognatha)

毛颚动物具真体腔,三胚层,无腹膜,体腔内充满体液,行循环功能。身体两侧对称,箭头状,故又称箭虫。体长约 2~3cm,最大者可达 12cm。分头、躯干和尾 3 部分。头部背面具 1 对很小的眼,前端腹面具纵裂状的口,两侧有许多几丁质的刚毛,基部联以腺体,并有肌肉支配,可帮助摄食,有颚的功能,故名毛颚动物。躯干部有侧鳍,尾部有三角形的尾鳍。消化管分口、咽、肠和肛门。中枢神经系统由脑神经节、围咽神经节、肠下神经节和分支组成。无专门的排泄和呼吸器官。雌雄同体,具 1 对卵巢和 1 对精巢。箭虫是极为活跃而凶猛的海洋浮游动物,捕食小鱼及小型甲壳动物,种群数量常很大。已知约 60 种。

## 二十六、半索动物门(Hemichordata)

半索动物门的动物全部海产,是一个种类不多的门类。通常分为两个纲,即肠鳃纲(Enteropneusta)和羽鳃纲(Pterobranchia)。这两纲动物的外形和生活习性差别很大。

肠鳃纲动物身体呈蠕虫状,细而长。可分为吻部、领部和躯干部三部分。具有多对鳃裂。肠管直,末端为肛门。为自由穴居生活的种类。肠鳃纲动物分 3 个科。分布于我国沿海潮间带的肠鳃类动物有 6 种,分隶于 2 科 4 属。殖翼柱头虫科(Ptychoderidae)脊索前端无蠕虫状突起,围心腔简单,肝囊,合隔桁和神经根存在,吻部短,吻长小于领长的二倍,如黄殖翼柱头虫(*Ptychodera flava*)、三崎柱头虫



(*Balanoglossus misakiansis*)。玉钩虫科(Harrimaniidae)脊索前端无蠕虫状突起,围心腔简单,肝囊、合隔桁和神经根缺如,吻部长,吻长为颌长的4~9倍。如黄岛长吻虫(*Saccoglossus hwangtauensis*)。

羽鳃纲动物吻部扁平,形成一个大的口盘(buccal disc)。具有两个或更多个触手腕。消化管“U”字形,肛门接近口的背面,鳃裂一对或没有。躯干短,具柄。营固着生活。如十二腕头盘虫(*Cephalodiscus dodecalophus*)和诺曼杆壁虫(*Rhabdopleura normani*)。这纲动物在我国海区尚未见有报道。

## 二十七、脊索动物门(Chordata)

脊索动物门分为头索动物亚门(Cephalochordata)、尾索动物亚门(Urochordata)和脊椎动物亚门(Vertebrata)3个亚门。

### (一) 头索动物亚门

头索动物仅包括文昌鱼一小群海产动物。终生具有脊索,背神经管和咽鳃裂3个主要特征。脊索纵贯身体全长,一直到达最前端。因此被称为头索动物。文昌鱼主要分布于热带,亚热带和温带海域。其中以热带和亚热带种类较多,温带种类较少,极地寒冷海区未能见有报道。全世界文昌鱼约有20余种。我国沿海共发现4种。

文昌鱼科(Branchiostomatidae)身体细长如矛,两端尖。具背鳍,臀前鳍和尾鳍,鳍条有或无。身体两侧有明显呈“<”形排列的发达的肌节。生殖腺位于左右两侧,后胸侧板对称。如白氏文昌鱼(*Branchiostoma belcheri*)、青岛文昌鱼(*Branchiostoma belcheri tsingtauensis*)。白氏文昌鱼在厦门、同安、刘五店等地已经成为沿海渔民的一种捕捞对象,最高年产量达35吨,已成为一种渔业经济。

偏文昌鱼科(Asymmetriontidae)身体细长,两端尖。具背鳍,臀前鳍和尾鳍。身体两侧肌节呈“<”形排列。后胸侧板不对称。仅有右侧生殖腺。本科包括两个属,囊文昌鱼属和偏文昌鱼属。如短刀囊文昌鱼(*Epigonicys cultellus*)。

### (二) 尾索动物亚门

尾索动物包括一群在幼虫时期或某些成体尾部存在着脊索的海洋动物。这类动物身体背中线上有神经索。咽部两侧有咽鳃裂。它们或为单体或为群体。多数种类,如各种海鞘皆营固着生活。少数种类,如尾海鞘具有一定的游泳能力,还有一些种类,如海樽过着漂浮生活。从北极到南极以及世界各大洋中,从潮间带,浅海一直到水深数千米的深海都能采到,尾索动物身体外面均被一层被囊,因此也

称为被囊动物(Tunicata)。

尾索动物分布很广,世界各海区均能采到。它在动物演化中具有重要意义。经济价值分有益和有害两方面。海鞘纲中某些大型种类可供食用。日本、(南)朝鲜半岛和欧洲地中海沿岸的居民都有采食海鞘的习惯。在日本和朝鲜沿海已有人工养殖海鞘的养殖场。其次是药用:最近 10 余年来,科学家从海鞘中提取生物活性物质,具有一定的抗癌作用。有害方面由于海鞘营固着生活,其中有些种类,如柄海鞘(*Styela clava*)、玻璃海鞘(*Cionaintes tinalis*)、史氏菊海鞘(*Botryllus schloseri*)、紫拟菊海鞘(*Botrylloides violaceus*)等种类大量附着于船舰底部和水层定置触发水雷上。旅顺、大连、烟台、青岛、连云港沿岸的船舰上,海鞘数量特别多,是中、慢速船舰的主要附着生物。它能大大降低船舰的航速,延长航行时间、浪费燃料。水层触发定置水雷由于海鞘等生物附着,增加水雷的重量,使其浮力减小,下沉失效。在海运和海防上酿成严重的后果。

尾索动物亚门约 1 600 种,分为三个纲,即海鞘纲(Ascidiacea)、海樽纲(Thaliacea)和尾海鞘纲(Appendicularia)。

海鞘纲为固着生活的种类。有单海鞘和复海鞘 2 大类。单海鞘身体不分部,其外形呈囊状或壶状。复海鞘是由很多个体包埋于共同被囊中组成的群体,可由胸部、腹部和后腹部 3 个不同的方式组成。海鞘的整个身体被有被囊,其前端具有出、入水管。咽部发达具鳃裂。完全海产,成体营固着生活。可分为 15 科,约 1 000 多种。如三段海鞘科(Policiidae)、星骨海鞘科(Didemnidae)、玻璃海鞘科(Cionidae)、海鞘科(Ascidiidae)、硬壳海鞘科(Corellidae)、柄海鞘科(Styelidae)。

海樽纲和尾海鞘纲为自由生活。

海樽纲体樽形,被囊永久性,透明,被有环肌。鳃囊具两个大的或很多小的鳃孔。具世代交替或多型现象。分火体虫目(Pyrosomida)、环肌目(Cyclomyaria)和半肌目(Hemimyaria)3 个目。环肌目体呈酒桶形,两端开口,前端为进水孔,后端为出水孔,体肌带完全围绕身体,如海樽科(Doliolidae)的小齿海樽(*Doliolum denticulata* Quoy et Gaimard)。半肌目身体多少呈纺锤形,被囊发育良好,体肌带排列不规则,不完整腹面间断,没有完全围绕身体。如纽鳃樽科(Salpidae)的梭形纽鳃樽(*Salpa fusiformis* Cuvier)。

尾海鞘纲身体一般较小,形如蝌蚪,最大的种类只有几毫米,脊索和神经管终身存在,为海洋中自由游泳类型。分住囊虫科(Oikopleuridae)、住筒虫科(Fritillariidae)和柯氏尾海鞘科(Kowalevskiidae)3 个科。

## 第四节 海洋脊椎动物

脊椎动物的一般特征是:体制左右对称;全体大都分为头、颈、躯干及尾四部,颈或不明,尾或缺如;体的背侧都有脊索;咽腔的左右侧壁上,具有成对的鳃囊;体



内骨骼发达,头部有头骨,躯干有脊柱,附肢有附肢骨,成对附肢至多不过两对;神经中枢位在消化管的背侧,其内面都有腔;心脏位于消化管的腹侧;血液循环为封闭型;生殖行两性法,雌雄异体。现存脊椎动物包括 7 纲,即圆口纲、软骨鱼纲、硬骨鱼纲、两栖纲、爬行纲、鸟纲和哺乳纲(兽纲)。在海洋中各纲都有现存种类。目前已发现中国海域海洋脊椎动物有 7 纲 3 302 种(表 2),其中硬骨鱼纲的种类最多,达 2 806 种,占 85%。两栖纲的种类最少,只有 1 种。其余各纲则有自 8 种到 234 种不等。

表 2 中国现存海洋脊椎动物种数

纲的名称	种数	%
圆口纲 Cyclostomata	8	0.2
软骨鱼纲 Chondrichthyes	234	7.1
硬骨鱼纲 Osteichthyes	2 806	85.0
两栖纲 Amphibia	1	<0.1
爬行纲 Reptilia	24	0.7
鸟纲 Aves	183	5.5
哺乳纲(兽纲) Mammalia	46	1.4
合计	3 302	100.0

一、海洋鱼类(圆口纲、软骨鱼纲、硬骨鱼纲)

(一) 概 论

海洋鱼类以鳃呼吸,用鳍运动,大多数种类体表被有鳞片,体内一般具有鳔,变温。现存鱼类总种数已知有 24 618 种,隶属于 57 目 482 科 4 258 属。其中海洋鱼类约有 14 000 多种。

海洋鱼类多样性研究一般认为是从公元前 4 世纪希腊学者亚里士多德开始的。他在《动物志》一书中记录爱琴海的鱼类有 115 种。中国明代屠本峻的《闽中海错疏》记述了福建的海产鱼类 129 种和有关的渔期。李时珍所著《本草纲目》(1536),把鱼列为鳞部,叙述有鳞鱼 31 种,无鳞鱼 28 种,并有关于海鱼入药的记述。近代,我国鱼类学家进行了许多海洋鱼类形态分类方面的研究工作。先后出版了朱元鼎的《中国鱼类之索引》、伍献文的《中国比目鱼类的研究》、王以康的《山东沿海鱼类的调查报告》等。1949 年后,对中国的海洋鱼类进行了大规模的普查,相继出版了《黄渤海鱼类调查报告》、《东海鱼类志》、《南海鱼类志》、《中国软骨鱼类志》等著作。另一方面,不少学者还进行了各种专题研究,如朱元鼎等(1962)对中国石首鱼类的形态作了系统分析,提出了中国石首鱼类分类系统和新属新种;孟庆

闻等(1981)对中国邻近海域的浅海和深海鱼类进行的形态、分类和地理分布等方面的研究表明,鲨鱼嗅觉器官比视觉器官发达,在生活中起重要作用,属嗅觉鱼类。郑文莲(1981)发现 57 种鲛科鱼类的嗅囊多数呈椭圆形,其形状和大小有相对稳定性,可作为辅助鉴别依据;嗅囊都具有发达的初级嗅板,其平均数在亚科、属、种之间不同。鲛科等 36 种鱼类的耳石形态作为科、亚科和属间的鉴别特征较为稳定,侧线管系统的形态特征也可用于亚科、属及部分种的分类鉴定。对 10 种银鲛科鱼类的下咽骨和咽齿形态的比较可归纳为 6 个类型,其特化趋向是朝着咀嚼力逐步增强的方向发展的。朱元鼎、孟庆闻(1979)分析了侧线管各管道、各罗伦瓮和管群的整个形态特点,根据上述分析及综合研究,对这两个系统取得了的大量资料,修改了一些科、属和种的分类位置,讨论了这两个系统与形态和生态的关系,探讨了中国软骨鱼类的系统演化,并提出了新的中国软骨鱼类的分类系统。孟庆闻、苏锦祥等(1987)以软骨鱼纲的尖头斜齿鲨和硬骨鱼纲的鲈鱼作为典型代表,对它们各器官的构造进行了比较研究,还对各器官的机能以及不同鱼类的适应性作了适当的讨论。世界鲛形目鱼类约有 600 种,根据它们的 105 项祖征及离征的分布统计,李思忠(1981)认为鲛科最原始,鳐亚目最特化。鲛形目各科可分成 8 个姊妹群,各有其特殊的祖征和离征。另外,对 7 科 27 属约 40 种鲛形目鱼类脑颅骨的比较研究(编制出了科的检索表)发现,鲛科并无基鲛骨,这与著名鱼类学家 Berg (1940、1955)的记载相反。通过 35 个性状分析,从形态学和生物学性状序列顺序看出安氏新银鱼总是处于始端,依次为陈氏新银鱼、短吻新银鱼、银色新银鱼、近太湖新银鱼、太湖新银鱼、乔氏新银鱼和寡齿新银鱼。

在各项海洋调查中先后发现了一些鱼类新种(朱元鼎、孟庆闻等,1983、1986;邓思明、熊国强等,1981、1983;Li Chunsheng, 1992;王可玲等,1993)。如长棘须鲨 *Polymixia longispina*、短尾光尾鲨 *Apristurus breuicaudatus*、粗体光尾鲨 *Apristurus piuguis*、微鳍光尾鲨 *Apristurus micropterygeus*、长臀光尾鲨 *Apristurus longianalis*、大口光尾鲨 *Apristurus macrotomus*、中华光尾鲨 *Apristurus sinensis*、长尾光尾鲨 *Apristurus longicoudatus*、驼背光尾鲨 *Apristurus gibbosus*、无斑光尾鲨 *Apristurus acanutus*、异鳞光尾鲨 *Apristurus xenolepis*、短体光尾鲨 *Apristurus abbreviatus*、中间光尾鲨 *Apristurus internatus*、黑背真鲨 *Carcharhinus atrodorsus*、暗体真鲨 *Carcharhinus obscurella*、远鳍真鲨 *Carcharhinus remotoides*、大眼真鲨 *Carcharhinus macrops*、尖吻角鲨 *Squalus acutirostris*、棕黑双锯鲨 *Figoro piceus*、粗体刺鲨 *Centrophorus robustus*、唇达摩鲨 *Isistius labialis*、南海施氏鳐 *Springeria nanhaiensis*、东海施氏鳐 *Springeria donghaiensis*、斑纹扁魟 *Urolophus marmoratus*、长吻六鳃魟 *Hexatrematobatis longirostrum*、后鳍尖吻银鲛 *Harrionta opisthoptera*、单斑石鲈 *Pomadasys unimaculatus*、拟鳞方头鲳 *Cubiceps squamiceps*、清澜叉牙鲷 *Helotes qinglanensis*、黄鳍马面鲀 *Thamnaconus xanthopterus*、晕环东方鲀 *Takifugu coronoides*、圆斑东方鲀 *Takifugu orbimaculatus*、扁斑梦角鲀



鰈 *Oneirodes appendixus*、珠带鱼 *Trichiurus margarites*、琼带鱼 *Trichiurus minor* 和珍鲷 *Pampus minor* 等。

东海水产所整理出版的《东海深海鱼类》(1988)一书由于篇幅所限,从 150m 以深的 306 种鱼类中收录了 243 种,分属于 26 目 99 科 181 属,并刊出了 3 个新种。由成庆泰、郑葆珊主编的《中国鱼类系统检索》(1987)分上、下两册,上册为系统检索表,共编列鱼类 2 831 种,分隶于 43 目 282 科 1 077 属,其中圆口纲计 2 目 2 科 2 属 4 种,软骨鱼纲 13 目 38 科 79 属 162 种,硬骨鱼纲 28 目 242 科 996 属 2 665 种;下册为鱼类外形图,每种一图,计 2 752 幅,另有 79 种因资料不足未附图。书中所列鱼类均是现存种类,来源于 1983 年以前发表的著作资料。成庆泰、王存信、田明诚等所著《中国海洋鱼类原色图集》(1992)选编了有经济价值的、习见的、珊瑚礁的和在分类上有代表性的鱼类 393 种,扼要介绍了鉴别特征、生活习性和地理分布。伍汉霖、金鑫波、倪勇编著的《中国有毒鱼类和药用鱼类》一书(1978)重点介绍了我国有毒鱼类和药用鱼类 250 余种的种类鉴别,中毒症状、治疗、预防和药用等方面的知识。张仁斋等编著的《中国近海鱼卵与仔鱼》(1985)记述了从鲱科到鲀科的 44 科 100 种鱼类的早期形态,并对其亲鱼的分布、产卵期、产卵场及其环境进行了描述,把多年来在渤海、黄海、东海和南海渔场调查中所积累的资料作了比较系统的整理;同时,对蛇鲭科和双鳍鲷进行了研究,描述了异鳞蛇鲭、蛇鲭、密纹蛇鲭、纺缍蛇鲭和双鳍鲷的早期形态特征及其地理分布。

王可玲等(1988)对东海、南海的中国近海带鱼肌浆蛋白作了电泳分析,呈现出 4 种图谱。生化与形态学进一步的研究表明,南海带鱼存在种级分类阶元的差异,它们的多态基因座位比例分别为 0.182、0.318 和 0.409。对鳗鲡苗形态观察后认为,中国大陆沿海主要产区的鳗鲡苗群体均属同一种群,但其间尚可区分出江苏、长江口、浙江、福建、广东等几个不同的地方群体。

此外,杨纪明等还编著了《我国的海洋鱼类》(1980)和翻译出版了《世界海洋毒鱼》(1984)等书。

## (二) 经济意义

海洋鱼类自古以来就是人们喜爱的食品,它们含有丰富的蛋白质、脂肪、糖类、矿物质和维生素等人类必需的营养物质,味道鲜美,而且易被消化吸收。海洋鱼类也是重要的工业原料。其肉可制罐头食品,脂肪可提取 EPA 和 DHA,肝可提取鱼肝油,鳞、骨可制胶,某些鲨鱼皮可制成皮革,杂鱼可磨成鱼粉,内脏和含毒腺体可提取制作各种药物。鲨鱼的鳍做成的鱼翅和石首鱼的鳔,都是名贵的食品。目前海洋鱼类在世界范围内仍然是构成水产资源的主体,可见其经济价值之大。

仿生学研究还可能从海洋鱼类的结构、功能和信息传递过程得到启示,从而创造出新的仪器和工艺。如最早的伏特电池就是模拟电鳐和电鳗的发电器官而设计

出来的。人造鳃便是模拟鱼鳃的结果,等等。

### (三) 分 类

#### 1. 圆口纲

目前一般认为鱼类包括圆口纲、软骨鱼纲和硬骨鱼纲三个纲。圆口纲是最为原始的鱼类。体呈圆筒形,裸露无鳞,骨骼为软骨。无偶鳍,无肩带和腰带,脊索终生存在,无椎体。无上下颌,故又称无颌类(Agnatha)。鼻孔一个,不成对。囊鳃,各自开孔于体外。口为吸盘式,舌成为舐刮器,齿为骨质。本纲为一群小型或中型的鱼形动物,栖息于淡水或海水中,现知全世界共有 84 种(表 3)。中国海域已发现 8 种(表 2),如日本七鳃鳗(*Lampetra japonica*)、蒲氏黏盲鳗(*Eptatretus burgeri*)、台湾副盲鳗(*Paramyxine taiwanae*)等。

表 3 世界鱼类各目的科、属、种数

目 Order	科数 Families	属数 Genera	种数 Species	淡水种数 Freshwater Species	利用淡水种数 Species using Freshwater
盲鳗目 Myxiniiformes	1	6	43	0	0
七鳃鳗目 Petromyzontiformes	1	6	41	32	41
银鲛目 Chimaeriformes	3	6	31	0	0
虎鲨目 Heterodontiformes	1	1	8	0	0
须鲨目 Orectolobiformes	7	14	31	0	0
真鲨目 Carcharhiniformes	7	47	208	1	8
鼠鲨目 Lamniformes	7	10	16	0	0
六鳃鲨目 Hexanchiformes	2	4	5	0	0
角鲨目 Squaliformes	4	23	74	0	0
扁鲨目 Squatiniformes	1	1	12	0	0
锯鲨目 Pristiophoriformes	1	2	5	0	1
鳐形目 Rajiformes	12	62	456	24	28
腔棘鱼目 Coelacanthiformes	1	1	1	0	0
澳洲肺鱼目 Ceratodontiformes	1	1	1	1	1
美洲肺鱼目 Lepidosireniformes	2	2	5	5	5
多鳍鱼目 Polypteriformes	1	2	10	10	10
鲟形目 Acipenseriformes	2	6	26	14	26
半椎鱼目 Semionotiformes	1	2	7	6	7
弓鳍鱼目 Amiiformes	1	1	1	1	1
舌骨鱼目 Osteoglossiformes	6	29	217	217	217
海鲢目 Elopiformes	2	2	8	0	7
北梭鱼目 Albuliformes	3	8	29	0	0



续表

目 Order	科数 Families	属数 Genera	种数 Species	淡水种数 Freshwater Species	利用淡水种数 Species using Freshwater
鳗鲡目 Anguilliformes	15	141	738	6	26
囊咽鱼目 Saccopharyngiformes	4	5	26	0	0
鲱形目 Clupeiformes	5	83	357	72	80
鼠鲭目 Gonorhynchiformes	4	7	35	28	29
鲤形目 Cypriniformes	5	279	2 662	2 662	2 662
脂鲤目 Characiformes	10	237	1 343	1 343	1 343
鲶形目 Siluriformes	34	412	2 405	2 280	2 287
裸背鳗电目 Gymnotiformes	6	23	62	62	62
狗鱼目 Esociformes	2	4	10	10	10
胡瓜鱼目 Osmeriformes	13	74	236	42	71
鲑形目 Salmoniformes	1	11	66	45	66
巨口鱼目 Stomiiformes	4	51	321	0	0
辫鱼目 Ateleopodiformes	1	4	12	0	0
比女鱼目 Aulopiformes	13	42	219	0	0
灯笼鱼目 Myctophiformes	2	35	241	0	0
月鱼目 Lampridiformes	7	12	19	0	0
须鳉目 Polymixiiformes	1	1	5	0	0
鲑鲈目 Percopsiformes	3	6	9	9	9
鼬鲈目 Ophidiiformes	5	92	355	5	6
鳕形目 Gadiformes	12	85	482	1	2
蟾鱼目 Batrachoidiformes	1	19	69	5	6
鲅鲷目 Lophiiformes	16	65	297	0	0
鲷形目 Mugiliformes	1	17	66	1	7
银汉鱼目 Atheriniformes	8	47	285	146	171
颌针鱼目 Beloniformes	5	38	191	51	56
鲳形目 Cyprinodontiformes	8	88	807	794	805
奇金眼鲷目 Stephanoberyciformes	9	28	86	0	0
金眼鲷目 Beryciformes	7	28	123	0	0
海鲂目 Zeiformes	6	20	39	0	0
刺鱼目 Gasterosteiformes	11	71	257	19	41
合鳃目 Synbranchiformes	3	12	87	84	87
鲉形目 Scorpaeniformes	25	266	1 271	52	62
鲈形目 Perciformes	148	1 496	9 293	1 922	2 185
鲹形目 Pleuronectiformes	11	123	570	4	20
鲀形目 Tetraodontiformes	9	100	339	12	20
合计	482	4 258	24 618	9 966	10 465

## 2. 软骨鱼纲

软骨鱼纲的主要特征是:内骨骼完全由软骨组成,而软骨中常含有多量的钙质沉淀,借以加固,但无任何真骨组织;体表被有盾鳞、棘刺或裸露无鳞;脑颅无接缝,头部每侧有鳃裂,各自开口于体外;尾为歪型尾;肠短,内具螺旋斑,无鳔;雄性具有由腹鳍内侧特化而成的交配器,称为鳍脚;卵大,行体内受精,卵生,卵胎生或胎生。现知全世界软骨鱼类有 846 种(表 3),分布很广,全球各海域都有,但以低纬度海域为主,自沿岸浅水至 3 000m 的深海都有它的踪迹。中国海洋软骨鱼类已发现有 234 种,渤、黄、东、南海中国沿岸均有分布,如扁头哈那鲨(*Notorhynchus platycephalus*)、灰鯖鲨(*Isurus glaucus*)、姥鲨(*Cetorhynchus maximus*)、皱唇鲨(*Triakis scyllium*)、黑印真鲨(*Carcharhinus menisornah*)、孔鳐(*Raja prosa*)、赤魟(*Dasyatis akajei*)、台湾蝠鲼(*Mubula formosana*)、日本单鳍电鳐(*Narke japonica*)和黑线银鲛(*Chimaera phantasma*)等。

## 3. 硬骨鱼纲

硬骨鱼纲的内骨骼出现骨化,头部常被有膜骨,骨骼具有骨缝。外鳃孔一对,鳃裂外方覆以有骨片支持的鳃盖,前后两半鳃间的鳃间隔退化。体表被有硬鳞或骨鳞,或裸露无鳞。通常有鳔、鳍条多分节,肠内无螺旋瓣,心脏无动脉圆锥。一般为体外受精,无泄殖腔。硬骨鱼类是鱼类中最高级的也是现存鱼类中最繁盛的一纲。现知全世界硬骨鱼类有 23 688 种(表 3),广泛分布于全球咸水和淡水水域。中国海域已发现 2 806 种(表 2),如海鲢(*Elops saurus*)、遮目鱼(*Chanos chanos*)、太平洋鲱(*Clupea harengus pallasi*)、斑鲹(*Clupanodon punctatus*)、马苏大麻哈鱼(*Oncorhynchus masou*)、长蛇鲻(*Saurida elongata*)、中华鲻(*Hemiramphus sinensis*)、真燕鲻(*Prognichthys agoo*)、小黄鱼(*Pseudosciaena polyactis*)、带鱼(*Trichiurus japonicus*)和牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)等。另有黄唇鱼、松江鲈鱼、克氏海马、花鳗鲡和中华鲟、白鲟被分别列为国家二级和一级重点保护野生动物。

## 4. 毒鱼分类

在海洋鱼类这个大家族里,有一小部分体内有毒素的鱼,被称为毒鱼。

毒鱼的分类如下:

(1) 有毒鱼类(poisonous fishes) 当食用了这类鱼以后,由于鱼体含有有毒物质,能引起人类的生物毒中毒。但这并不包括由于细菌性食物病原体所偶然污染的鱼类。有毒鱼类又可分为下列 3 类:

鱼肉毒鱼类(ichthyosarcotoxic fishes)——在肉中,或者广义地说,在肌肉、内脏、皮肤或黏液里含有有毒物质的那些鱼类。它们被人们食用以后,会引起生物毒中毒。这些毒素据信是小分子结构的口服毒物,并且一般不为加热或胃液所破坏。



如食用七鳃鳗和盲鳗,能引致圆口类中毒;食用某些鲨、鳐、魮、鲭、银鲛能引致板鳃类和银鲛类中毒,食用相应的硬骨鱼类能引致西加中毒、鲱中毒、蛇鲭中毒、鲭中毒、幻觉毒性中毒和河豚中毒等。

鱼卵毒鱼类(ichthyootoxic fishes)——一般限于鱼的生殖腺含有毒物的那些鱼类。鱼的肌肉和其他部分通常可以食用。

鱼血毒鱼类(ichthyohemotoxic fishes)——具有有毒血液的那些鱼类。这种毒物通常可为加热和胃液所破坏。

(2) 鱼腺毒鱼类(ichthyocrinotoxic fishes) 借助腺体结构(并不依附于真的毒器)而产生毒物的那些鱼类,也就是有毒物腺体存在,但无引起刺伤的结构,如箱鲀(*Ostracion*)等。

(3) 有毒腺的鱼类或棘毒鱼类(venomous or acanthotoxic fishes) 这是指借助腺体结构生产毒物并有供给毒液的刺伤结构的那些鱼类。这种毒物是非肠胃的毒素(parenteral toxins),通常为大分子,并且可被加热和胃液迅速破坏,如有击刺能力的鲨、鳐、银鲛和硬骨鱼类。

#### (四) 体 型

海洋鱼类的体型一般可分为如下7种类型:

(1) 鱼雷型 这类体型的鱼栖息在水层中,最善于游泳,如鲈、鲭、金枪鱼。

(2) 箭型 这类鱼的体型与鱼雷型相似,但身体更为延长,奇鳍后移,也栖息于水层中,善于游泳,如颌针鱼等。

(3) 侧扁型 背腹轴高度增加,左右两侧极扁,又可分为斑鰐鱼型、翻车鱼型和鲱鲈鱼型,分别栖息于水层中,近底层和底层。

(4) 蛇型 身体细长,横断面几呈圆形,有些种类栖息于植物丛中。如海龙、鳗鲡等。

(5) 带型 身体大大延长为侧扁型,不善于游泳,如带鱼、皇带鱼。

(6) 球型 身体几呈球状,尾鳍一般不发达,如箱鲀、眶短刺鲀。

(7) 纵扁型 背腹轴高度缩小,体平扁,如鳐、魮等。

#### (五) 区 系

中国海域已知有海洋鱼类3 048种,隶属于288科40目。其种数占全球鱼类种数(24 618种)(表3)的12.4%,可见中国海洋鱼类的多样性属最丰富的国家之列。从这些鱼类的适温性,可把它们分为暖水种、暖温种和冷温种三大类。其中以暖水种(2 677种)居优势,占87.8%;暖温种(336种)居第二位,占11%;冷温种(35种)最少,占1.2%。中国海域从北到南暖水种逐渐增加,冷温种则逐渐减少。

根据朱元鼎的研究,中国软骨鱼类可明显地分为“标准北方种类”和“标准南方种类”两个区系。“标准北方种类”经常生活于黄海、渤海及东海北部。“标准南方种类”经常生活于南海,有些种类随着暖流,可到台湾海峡和东南南部海域生活。

中日两国海洋鱼类存在着诸多相似性。按陈大刚和焦燕的研究,两国海区共出现 4 351 种,中国海区为 3 048 种,日本海区为 3 254 种,两国共有种为 1 951 种,占两海区鱼类总数的 44.8%。

## 二、海洋鸟类(鸟纲)

鸟类起源于爬行动物,目前一般学者认为其远祖是拟鳄类的一种。关于鸟类祖先怎样演变为能够飞翔的动物有两种说法。一是自走行性变为飞翔性,一是因生活树上而得飞翔性。现存鸟类有 19 目,主要生活在陆地。中国海洋鸟类计有 183 种。其中短尾信天翁、白腹军舰鸟、白鹳、黑鹳、中华秋沙鸭等 5 种,被列为国家一级重点保护野生动物;赤颈鸕鹚、斑嘴鸕鹚、褐鲚鸟、红脚鲚鸟西沙亚种、海鸕鹚、黄嘴白鹭、岩鹭、白鹇、白琵鹭、黑脸琵鹭、白额雁、大天鹅、小天鹅、疣鼻天鹅、鸳鸯、小青脚鸕鹚、小杓鸕鹚、灰喉针尾雨燕等 18 种被列为国家二级重点保护野生动物。

## 三、海洋爬行动物(爬行纲)

爬行动物一般认为是由古代的两栖动物(坚头类中的褶齿龙)进化而成,现存 4 目,即杯龙目、龟鳖目、有鳞目和鳄目。中国海域目前仅发现 24 种爬行动物,计有龟鳖类 5 种,即蠘龟、绿海龟、玳瑁、太平洋丽龟、棱皮龟,都被列为国家二级重点保护野生动物;有鳞类 19 种,如蓝灰扁尾蛇、龟头海蛇、青环海蛇、长吻海蛇、海蝓等。

## 四、海洋两栖动物(两栖纲)

两栖纲动物一般认为是由鱼类中的总鳍目进化而来。此纲包括 13 目,其中 10 目业已死灭。现存仅无尾、有尾、无足等三目。中国海域目前仅发现海陆蛙(*Euphlyctis cancrivora*)一种,分布在海南海口、文昌海边咸水或咸淡水区,以及台湾、澳门、广西北海、防城、合浦。

## 五、海洋哺乳动物(哺乳纲)

### (一) 概 论

海洋哺乳动物,亦称海兽,系由爬行动物进化而成,体呈流线形,前肢特化为鳍状,胎生、哺乳、肺呼吸、体温恒定,是一类既特殊又重要的海洋脊椎动物。在它



们的演化过程中,由陆地返回海洋,完成了第二次下水,故属次水生生物。人们早先曾把海洋哺乳动物中的鲸类称为“大鱼”,把海牛和儒艮称作“美人鱼”。后来发现这些海洋哺乳动物具有陆地兽类的特征,又称它们为“水兽”。18世纪林奈和拉马克最早给予科学命名。1958年V. 谢弗发表《海豹、海狮和海象》——第一本关于海洋哺乳动物的专著。1965年R.J. 哈里森和J.E. 金最先把全部生活在海洋里的哺乳动物归合在一起,写成《海洋哺乳动物》一书。1972和1974年哈里森的《海洋哺乳动物的功能形态学》(2卷)和S.H. 里奇韦的《海洋的哺乳动物》的出版,标志着海洋哺乳动物的研究进入到生理、生化和实验动物学的阶段。

中国古代就有关于海洋哺乳动物的记载。约在公元前700~800年的《尔雅》一书中,已见有白豎豚和江豚等齿鲸的记述。明代李时珍的《本草纲目》和清代蒋廷锡的《古今图书集成》也有一些有关描述。1962年寿振黄等的《中国经济动物志·兽类》列出了中国海洋哺乳动物的系统纲目。到1978年止,已发现中国海域拥有鲸类(包括海豚)30多种,鳍脚类4种和海牛类1种。此后,又有一些新发现。其研究领域也从分类描述发展到了形态解剖、生态和生理方面。1988年中国国务院批准了《国家重点保护野生动物名录》,列出了在中国海域出现的32种海洋哺乳动物为一级或二级国家重点保护野生动物,表明了中国对珍稀海洋哺乳动物的研究和管理进入了一个新时期。

## (二) 经济意义

海洋哺乳动物对人类的贡献很大,其肉一般可供食用,皮可制革,鲸类的脂肪可提炼工业用油。在人类发现和利用石油之前,鲸油曾是工业用油的主要来源,是制肥皂、蜡烛等的原料。鲸骨可磨成骨粉,内脏可作维生素制剂。抹香鲸肠道产物的龙涎香是名贵的香料,其价值远超过黄金。从它的头部鲸蜡器官中还可以提取鲸蜡油,过去对此误认为是它的脑子里流出来的“鲸脑油”,其实与脑无关。鲸蜡油可作精密仪器的高级润滑油,天文钟、火箭都离不开它。海牛类、鳍脚类中的一些动物特别是海狗,其皮毛之柔软滑润,毛色之美丽光泽,超过陆生毛皮兽。儒艮的油是贵重的药材。海象的牙还能用于象牙雕刻。海豹的雄性生殖器是生津补血、健脑补肾的良药。随着仿生学的发展,人们对海洋哺乳动物的潜水能力、游泳速度、回声定位、体温调节和发达的智力,越来越重视。驯养海洋哺乳动物为军事和潜水作业服务,进行人和动物的“对话”,充当海洋牧场的警犬等工作,已在不少国家尝试。海洋哺乳动物也是人们喜爱的一类观赏动物。

## (三) 分 类

海洋哺乳动物主要包括鲸目(Cetacea)、鳍脚目(Pinnipedia)和海牛目(Sirenia)。

(1) 鲸目 全水栖。体形似鱼,体长自 1m 多至 30m 左右。皮肤裸露,仅吻部具少许刚毛。皮下脂肪肥厚,以保持体温并减少身体的比重。前肢鳍状,适于水中游泳。后肢退化,仅剩一对小骨片。有尾鳍,是主要的游泳器官。眼小,视力较差,主要靠回声定位寻找食物和逃避敌害。鼻孔 1~2 个,位于头顶,俗称喷水孔,是鲸类的重要特征。肺左右两叶,营呼吸作用。无外耳壳,外听道细小,但感觉灵敏,能感受超声波。有乳房一对,胚胎时期都具齿,但须鲸类的齿在出生时便变为鲸须,而齿鲸类的齿终生保留。鲸目分为如下 3 个亚目,现存 90 余种。古鲸亚目(Archaeoceti),现已灭绝;须鲸亚目(Mystacoceti),口中有须、无齿、外鼻孔两个,包括露脊鲸科(Balaenidae)、灰鲸科(Eschrichtiidae)和须鲸科(Balaenopteridae);齿鲸亚目(Odontoceti),口中无须,有齿,外鼻孔 1 个,包括抹香鲸科(Physeteridae)、剑吻鲸科(Ziphiidae)、一角鲸科(Delphinapteridae)、淡水豚科(Platanistidae)、海豚科(Delphinidae)、伊河豚科(Orcaellidae)、鼠海豚科(Phocoenidae)、领航鲸科(Globicephalidae)和灰海豚科(Grampidae)。在我国海域出现的沿岸性和外海性鲸类(包括海豚类)多达 40 种左右,其中黑露脊鲸、灰鲸、蓝鲸、长须鲸、大须鲸、长褶沟大须鲸、小须鲸、座头鲸、抹香鲸、小抹香鲸、拟小抹香鲸、日本喙鲸、瘤齿喙鲸、领航鲸、虎鲸、伪虎鲸、真海豚、条纹原海豚、花斑原海豚、白点原海豚、镰鳍斑纹海豚、沙劳越海豚、宽吻海豚、糙齿长吻海豚、鼠海豚、江豚等 26 种均被列为国家二级重点保护野生动物。中华白海豚则被列为国家一级重点保护野生动物。

(2) 鳍脚目 半水栖。体形似陆兽,体表密被短毛。头圆,颈短。四肢都呈鳍状,趾(指)间有蹼,故名鳍脚类。前肢起平衡作用,后肢是主要游泳器官。鼻和耳孔都有活动的瓣膜,潜水时可把鼻、耳孔关闭。口大,周围有大量触毛,口内有不同型的牙齿。听觉、视觉、嗅觉都很灵敏,在水下具有声通讯和回声定位的能力。鳍脚目包括海狮科(Otariidae)、海象科(Odobenidae)和海豹科(Phocidae),现存 30 余种。海狮科有外耳壳和阴囊。海象科和海豹科无外耳壳和阴囊。海象科上犬齿巨大,露于唇外,成为獠牙。在我国海域出现的鳍脚类有 5 种,均属沿岸性种类,海豹、髯海豹、北海狮、北海狗被列为国家二级重点保护野生动物。

(3) 海牛目 全水栖。体呈纺锤形,皮厚并有稀疏的毛。颈短,有缢纹,颈椎互相分离。前肢鳍状,适于水中游泳。后肢缺失,仅保留腰带骨。无背鳍,尾鳍宽大,扁平,是游泳器官。臼齿具平坦的咀嚼面,胃多室,肠长,是植食性动物的特征,主食海藻。行动缓慢,性好群居。海牛目包括大海牛科(Hydrodamalidae)、海牛科(Trichechidae)和儒艮科(Dugongidae)。现存后两科共 4 种。我国产 1 种即儒艮(*Dugong dugong*),属沿岸性种类,分布在广东阳江以南至广西、海南及台湾南部沿岸,被列为国家一级重点保护野生动物。

## 第五节 深海热液喷口附近生物

1977 年,“阿尔文”(Alvin)号深潜器对东太平洋加拉帕戈斯裂谷(Galapagos



Rift)进行了海底地热异常调查,海洋地质学家们惊奇地发现,在深达 2500m 的现代海底热液喷口(hydrothermal vent)周围竟然有生命存在,以管状蠕虫、蛤类、贻贝类为主的特殊生物群落在热液喷口周围构建了一幅迷人的画卷,它被认为是深海生物学近一百年来最激动人心的发现。以此为开端,20 世纪 80 年代以来,以美国、法国、德国、俄罗斯、日本等国独立或联合开展了更大规模的热液区生物群调查,调查地区也扩大到东太平洋海隆(EPR)、东北太平洋(NE Pacific)、大西洋中脊(MAR)、西太平洋大陆边缘海盆、西南太平洋弧后盆地(Fiji、Lau、Manus、Lihir 等盆地)、西太平洋弧后盆地(Mariana、Bonin、Okinawa)等地的热液活动区。二十多年的调查和研究结果表明,生存于地球上极为特殊环境中的深海热液喷口生物群在食物链结构特别是食物链初级环节部分与普通深海生物群落无截然不同。因此重新引发了科学家们对诸如生命起源、演化等一系列重大生物学问题的思考和深入研究。对深海热液喷口生物种群情况、特征以及 DNA 遗传学问题的深入研究无疑为人类更好的认识生命、了解和合理利用自然是一个极大的促进。

现代海底热液区的生物学研究是一个充满活力的新兴领域,新的问题不断被发现,传统的生命观正在经受挑战,随着研究的不断深入,我们也许能够从海底真正理解生命和自然的意义。

## 一、现代海底热液生物种类

到目前为止,海底热液区中发现的生物种类已达到 10 个门 490 种,即刺胞动物门(Cnidaria)、纽形动物门(Nemertea)、棘头动物门(Acanthocephala)、须腕动物门(Pogonophora)、棘皮动物门(Echinodermata)、半索动物亚门(Hemichordata)、软体动物门(Mollusca)、环节动物门(Annelida)、节肢动物门(Arthropoda)和脊索动物门(Chordata)十个门。其中,有一个新门(被套动物门 Vestimentifera),至少 25 个新科(或亚科),90 多个新属及 300 多个新种。

软体动物门种类最多,有 5 个纲,13 个目,35 个科,159 个种,分布最为广泛;次之是节肢动物门有 3 个纲,14 个目,46 个科,161 个种;环节动物门有 2 个纲,5 个目,16 个科,86 个种;脊索动物门有 2 个纲,15 个目,21 个科,35 个种;刺胞动物门有 3 个纲,2 个目,4 个科,11 个种;须腕动物门有 2 个纲,2 个目,9 个科,10 个种,以上各门在已发现生物活动的各热液区中均有分布。棘皮动物门有 3 个纲,4 个目,4 个科,4 个种,主要分布在弧后盆地和 MAR。最少的是纽形动物门、棘头动物门和半索动物亚门,都仅有 1 个纲,1 个目,1 个科和 1 个种,前者主要分布于东北太平洋,后者主要分布于 EPR $9^{\circ}$ ~ $13^{\circ}$ N 和加拉帕戈斯。

## 二、生物种类与基本特征

热液活动区中的生物绝大多数属无脊椎动物,脊椎动物的数量和种类较少。

## (一) 刺胞动物门或腔肠动物门(Cnidaria)

热液活动区中生物的刺胞动物门可分为三个纲,即珊瑚纲(Anthozoa)、水螅纲(Hydrozoa)和钵水母纲(Scyphozoa)。

总体特征:一般为辐射对称,具有内胚层和外胚层,是真正的两胚层多细胞动物。两胚层间具中胶层。具原始的消化循环腔,有口但无肛门。有细胞分化和简单的组织分化。具有简单的神经系统,由两极和多极神经元以及感觉细胞基部的纤维互相连接而成。具有特殊的刺细胞,位于外胚层,是其防卫武器,目前已知有20多种刺细胞。腔肠动物形态各异,但其个体构造可分为水螅型(polyp)和水母型(medusa),前者中胶层薄,一般无细胞,口部向上,有垂唇,神经系统不发达,无触手囊,无水管,有的种类具石灰质的外骨骼,多为固着生活;后者中胶层厚,具少量细胞和纤维,口部向下,神经系统复杂,具触手囊,有水管,无石灰质骨骼,多可自由游泳。腔肠动物的生殖分有性生殖和无性生殖,无性生殖最常见的是出芽生殖。水螅型可用出芽生殖方式产生水母型,水母型又以有性生殖方式产生水螅型个体,此种方式称为世代交替。腔肠动物在发育过程中要经过一个浮浪幼体(planula larva)时期。

### 1. 珊瑚纲

具 Actiniaria 目, Actinostolidae 科, 包括 *Maractis rimicarivora* (大西洋中脊)、*Actinostola callosa* 和 *Cyanathea hydrothermala* (EPR 9° ~ 13° N)、*Marianactis bythios* (Marina/Bonin/Okinawa BAB)、*Parasicyonis ingolfi* (MAR)、*Cerianthus* sp. 和 *Chondrophellia coronata* (EPR 9° ~ 13° N) 和 Gen. n. sp. (NE Pacific) 共 8 个种。

珊瑚纲动物总体特点是其口道发达,大多数具有发达的骨骼,且群体生活。性细胞由内胚层产生,体形呈两辐对称。

### 2. 水螅纲

有 Hydrozoa 目和 Siphonora 目。其中, Hydrozoa 目, Candelabridae 科, 含 *Candelabrum phrygium* 和 *Candelabrum serpentarii* 两个种, 皆分布于大西洋洋中脊; Siphonora 目具 Rhodaliae 科的 *Thermopalia taraxaca* 种, 主要分布于 EPR 9° ~ 13° N 和 Galapagos 区。

水螅纲种类单个或群体生活,生活史中多数有水螅型和水母型两个阶段,无口道,消化循环腔简单,水母型具缘膜,性细胞由外胚层产生。在群体种类中有一些具有群体多态现象,即在同一群体中有多种形态的个体。

### 3. 钵水母纲

有 Lucernariida 目, Lucernariidae 科的 *Lucernaria* n. sp. 种, 主要分布于东北



太平洋热液区。特点是:钵水母纲种类多数为中型、大型水母,不具缘膜。水母型世代发达,水螅世代不发达,不具骨骼,中胶层较厚,内有变形细胞和纤维,具复杂的消化循环腔,胃囊内有胃丝,性细胞由内胚层产生。

## (二) 纽形动物门(Nemertea)

热液活动区生物中纽形动物门(Nemertea)种类较少,主要为有针纲(Enopla),异纽虫目(Hoploneuridae),Eneplectonematida 科的 *Thermanemertes valens* 种。

总体特点是无体腔,两侧对称,三胚层。消化管具肛门,消化管背方有一条能伸缩的吻,有原始循环系统,雌雄异体。纽虫体为长圆柱状或背腹扁平的带状。头部不明显,前端常有眼点和其他感觉器官。体表具纤毛。口在近前端的腹面。肛门在体的后方。皮肤囊的构造与扁形动物很相似。消化管分为前肠和中肠。有假分节现象。呼吸作用经皮肤进行气体交换。排泄系统由原肾构成。神经系统相当发达,中枢神经系统由在吻端的脑神经节和由此后行的两侧神经索组成。两侧神经索间有横神经相连成“梯状”。中枢神经发出许多神经,与身体各部分相联络。多数纽虫雌雄异体,有许多精巢和卵巢,位于肠的侧盲囊之间。纽虫的发育有直接和间接两种。间接发育要经过帽状幼虫期。

## (三) 棘头动物门(Acanthocephala)

为古钩头虫纲(Palaeacanthocephala),棘吻目(Echinorhynchida),Hypoechinorhynchidae 科的 *Hypoechinorhynchus thermaceri* 种,主要分布于 EPR 9°~13°N 和 Galapagos 区。

总体特征是具假体腔,在体前端能伸缩的吻上排列着许多角质的倒钩棘。成虫于脊椎动物的肠管中。体长 25mm 左右。体表常有环纹,有假分节现象。体壁由角质层、表皮层和肌肉层组成。体壁内为一假体腔,腔的前方有肌肉质吻鞘,吻可缩进此鞘内。口、肠等消化系统缺失,营养通过体壁吸收。循环与呼吸器官均无。排泄系统为焰茎球的原肾管,两侧的原肾管汇合成一排泄管,然后与输精管或子宫会合,由生殖孔通体外。棘头动物雌雄异体。卵被中间宿主节肢动物(如昆虫、甲壳动物)吞食,幼虫便在其体内发育。终期宿主捕食中间宿主后,棘头虫就在脊椎动物肠管中发育为成虫。

以 *Hypoechinorhynchus thermaceri* n.sp. (Buron, 1988) 为例: Hypoechinorhynchus 属,棘头虫纲(Acanthocephala)。

总体特征:躯干无覆盖。表皮较厚。大脑神经中枢位于具双壁的吻部接受器的后侧。颈部短小。吻部 3 个钩皆具 11~12 个齿,其中 1 个钩较大(C<sub>1</sub>)具有根部,而另两个较小,呈无根。刺状。

雄性体:躯干 3mm, 0.45mm 宽。3 个钩的长度分别为:  $C_I = 85$ ,  $C_{II} = 50$ ,  $C_{III} = 40$ 。生殖系长度占躯干总长度的 65%, 且具有 6 个黏腺。sefftigen 精囊大。两个睾丸衔接发育, 前侧一个  $480\mu\text{m}$  长,  $180\mu\text{m}$  宽; 后面的一个  $400\mu\text{m}$  长,  $180\mu\text{m}$  宽。交合囊发育良好。生殖器呈圆锥状。

雌性体: 体长 4.4mm 左右, 0.55mm 宽。吻部球状, 平均  $210\mu\text{m}$  长,  $180\mu\text{m}$  宽。吻部接受器具双层结构, 平均长  $300\mu\text{m}$ , 宽  $110\mu\text{m}$ 。只有单个阴道括约肌。生殖孔接身体末端。

#### (四) 环节动物门(Annelida)

共分多毛纲(Polychaeta)、蛭纲(Hirudinea)两个纲, 其中以前者为主, 后者仅为单种。多毛纲动物共有 Amphinomida、Eunicida、Ophieliida、Phyllodocida、Sabellida、Spionida、Terrellida 共 7 个目, Archinomidae、Capitellida、Dorvilleidae、Eunicidae、Orbiniidae、Scalibregmatida、Glyceridae、Hesionidae、Polynoidae、Sigalionidae、Alvinellidae、Ampharetidae 共 12 个科。

多毛纲动物主要特征为: 体分节、蠕虫形, 一般可分为三区。头区(部)由口前叶和围口节构成, 圆形、方形、肾形等。多具摄食或感觉的附肢(触手、触角和触须)和眼; 躯干部位于头部后肛节前, 由若干体节组成, 每节两侧具疣足和成束的刚毛。游走类型的种类, 躯干部体节结构常相似, 而隐居类型者则有变化, 又可分胸区和腹区; 肛部(尾部)位于身体最后端, 通常具 1~2 条或数条肛须。雌雄异体, 具发达的体腔, 生殖系统简单、无环带、发育多经担轮幼虫期, 链式神经系统, 直形消化管, 闭管式循环系统, 排泄器官多按体节排列。多雌雄异体, 也有极少雌雄同体, 头部和疣足极度退化仅留少数刚毛者。

#### (五) 节肢动物门(Arthropoda)

共分节肢纲(Arachnidae)、甲壳/蔓足纲(Crustacea/Cirripedia)和海蛛纲(Pycnogonida)三个纲, Taniadacea、Leptostraca、Isopoda、Podocopida、Amphipoda、Mydocopida、Decapoda、Siphonostomatoida、Poecilostomatoida、Harpacticoidea、Calanoida、Harpacticoidea、Sessilia、Pedunculata、Acarina 等 15 个目, 46 个科的 161 个种。数量和种类最多的为甲壳纲。

甲壳动物具 2 对触角, 以鳃呼吸, 发育常有变态。一般体呈长筒形, 体节分明, 全体分头、胸、腹 3 部分。头部由 6 体节愈合而成, 第 1 节无附肢, 其余每节有 1 对附肢(2 对触角, 1 对大颚, 2 对小颚)。头部与胸部体节常有愈合现象, 合称头胸部。十足目、磷虾目、糠虾目、口足目、涟虫目等的种类自头部后缘生出一片背甲, 称为头胸甲, 包被整个或部分头胸部; 有的种类具双瓣的介壳形壳包被的个体躯和



附肢(如介形纲、介甲目);有的为肉质外套,外表有钙质壳板包围(如蔓足纲)。低等甲壳类胸部与腹部分界不明显,合称躯干部(如鳃足纲)。甲壳动物各体节外骨骼由两部分构成,背面一片为背甲,腹面一片为腹甲。背甲两侧常向外(下方)延伸,称为侧甲,附肢一般着生在腹甲的两侧。

海蛛纲动物的身体有螯肢、触肢和4对长的步足,形状和蜘蛛相似。身体细小,其大部分种类为不超过10mm长的小型种,体躯相当退化,由头、胴和腹三部分构成。在头的前方为一较大的吻,吻呈圆筒形、圆锥形或纺锤形,其顶端有三角形的口。头本身不明显,原由3个体节愈合而成,介于吻基至第1对步足基部之间,背面有一个小突起,称眼丘,上有4个单眼。胴部一般由4个体节构成。腹部十分退化,无分节现象,也无附肢,末端为肛门。螯肢着生于吻的基部上方,由柄节和螯构成,螯上有1个活动指及1个不动指。触肢在螯肢后外侧,抱卵肢在触肢后方、头的腹侧面,通常有10节,顶端有爪,顶端的4节常卷曲成环状,内缘生有几列锯齿形刺。步足很发达,着生于胴部每节的两侧突起上,都有8节构成,顶端有爪,步足基部3节很短,称第1、2、3基节,其次为较长的股节、第1胫节和第2胫节,再次则为跗节和掌节。生殖孔位于第2基节腹面,其形状、数目和位置,随性别和种类而异。雌雄异体,其生殖导管进入步足,可达第2胫节,生殖孔在第2基节的腹面,雌性的较大,雄性的较小,生在一个明显的疣上。多数雄体股节的背面都有一些腺体,能分泌黏性物质,使受精卵胶结成球块,通常聚集到雄性抱卵肢上。受精卵孵化后经过原丝海蛛幼体阶段至成体。这种幼体就其有单眼、盲肠和3对步足而言,则像无节幼体。

Humes(1987)曾对热液喷口的桡足亚纲(Copepoda)进行了详细报道,下面为其报道的几个新种、新科和新属。

### 1. Poecilostomatoida 目, Clausidiidae 科, Hyphalion 属, *Hyphalion captans*

雌雄异体,身体大小和形状相近。以雌性为例:身体长形,呈扁平状。身体长2mm左右,宽0.6mm左右,厚度为0.4mm。身体共分5节,有6个腿。前体长/宽值为1.67:1,前体与尾体长度比为1.18:1。尾枝长形,长宽比为3.17:1。外侧刚毛长65 $\mu$ m,背部刚毛长70 $\mu$ m,最里末端刚毛长91 $\mu$ m。中部末端有两个刚毛,外侧244 $\mu$ m,内侧为400 $\mu$ m,中部皆具有微小侧枝发育。身体表面平滑。吻突较宽,向前突出。第1大触角分6段,390 $\mu$ m长。刚毛平滑,只有在3~6段具有小的侧枝。第2触角分3段,330 $\mu$ m长。第1段和第2段都只有一个刚毛。第三段向后弯曲,有三个次末端刚毛,末端有3个弯曲的镰刀形螯(最长的为145 $\mu$ m)和2个刚毛。所有的刚毛和螯都比较光滑。上颚宽阔,无附加结构,其后下边缘为圆形。下颚弯曲,有3个刺毛和1个刚毛。间颚呈小的圆形突出,具少许细刚毛。第1小颚呈拇指状,具5个刚毛(4个细长带刺,1个短而光滑)。第2小颚分2段:第1段块状,有一个细小毛发状刚毛;第2段小些,具3个刺(刺毛或小刺)和1个毛发状刚

毛。颚足分2段:第一段没有甲,第2段有2个小的内部刚毛,末端有2个小的细刚毛和1个非常长的刚毛( $230\mu\text{m}$ )。第1~4螯足都具有可分三段的双枝。第一螯足基节间板平滑,第2~4螯足前表面有许多小的刺。4个螯足基节的内侧刚毛皆呈“剑形”,螯足基部的内部小刺长度可达 $1.55\mu\text{m}$ 。第5螯足分2段:第1段 $78\times 65\mu\text{m}$ ,背部刚毛长 $75\mu\text{m}$ ;第二段 $156\times 70\mu\text{m}$ ,比值为2.23:1,外部边缘刺长 $83\mu\text{m}$ ,次末端刺 $88\mu\text{m}$ ,末端刺 $146\mu\text{m}$ ,刚毛长 $99\mu\text{m}$ 。第6螯足可能在生殖孔处具2个刚毛。

Clausidiid 科总体特征:①雌体的尾体分3或5段,雄体尾部6或5段;②第1大触角6或7节;③第2大触角3~4节;④下颚通常具有可分4~5个部分;⑤第1螯足的基部具内侧的刺;⑥第1~4螯足皆分为3节。

## 2. Erebonasteridae 科

总体特征:雌体与雄体尾体都分为5节。尾枝具6个刚毛。第1大触角分6节,第2大触角分4节。下颚具4个末梢刚毛,触须也具4个刚毛。第1小颚裂成两片。第2小颚第2节呈“爪”状。颚足分4段,雄性体更大和易于弯曲。第1~4螯足皆为二分枝,3节。第1螯足基部具内刺。第5螯足分节数不定,但具4个刚毛。

## 3. Erebonaster 属

身体长形。雌体与雄体尾部皆分5节。尾枝呈长形,具6个刚毛,其中1个末端刚毛较长。吻突圆形,突出。第1触角分6节,其中第3、5、6节具枝状感觉器,雄性体的第2节也具枝状感觉器。第2触角分4节,末端具刚毛,但没有螯爪。上颚长满小刺。下颚具4个末梢刚毛,具有带4个刚毛的触须。第一小颚裂成两片,带5个刚毛。第二小颚分2段,第2段呈“爪状”。颚足呈4节,第1节具2个刚毛,雌性体末端爪有1个刚毛,雄性体为3个。第1~4螯足各具有分3节的2个分枝。第1足的基部具内刺。第4螯足基节无刚毛。第5螯足长度大大超过前四个,细长,分2节。第一节具1个刚毛,第二节具4个刚毛,其中1个较长。雄性体的第6足具2个刚毛。精囊呈长形,呈“香肠”状。

## 4. Erebonaster protentipes

雌雄异体,身体大小和形状相近。以雌性为例:身体长形,呈扁平状。身体平均长 $1.59\text{mm}$ 左右,最大宽度 $0.43(0.41\sim 0.44)\text{mm}$ 左右,厚度为 $0.22\text{mm}$ 。具第1螯足的体节明显与头部分离。含第2~4螯足的体节具有肋节,有些圆形或呈点状。前体宽与长度比为1.64:1,前体与尾体长度比为0.76:1,即尾体要长于前体。第5螯足所处的节面积 $176\times 396\mu\text{m}^2$ ,生殖器所在的节面积 $231\times 297\mu\text{m}^2$ ,宽度大于长度。腹部表面有两块金黄褐色慧星状区域。生殖器所处区域位于中部体节的侧部,第1小区都有2个刚毛(分别为13和 $78\mu\text{m}$ 长)。尾枝呈长形, $265\mu\text{m}$ 长, $26\mu\text{m}$ 宽,长度与平均宽度比值约为11.5:1。外侧刚毛长 $78\mu\text{m}$ ,背部刚毛长



31 $\mu\text{m}$ ,最外侧末端刚毛长 83 $\mu\text{m}$ ,最内侧末端刚毛长 49 $\mu\text{m}$ ,而中间的 2 个刚毛则长度不均,外部的为 88 $\mu\text{m}$ ,内部的 144 $\mu\text{m}$ 。所有刚毛都较为平滑。吻突明显,呈钝圆形。第 1 触角分 6 节,相对较短,为 224 $\mu\text{m}$ 。第 1 节两侧和第 2~6 节的后部皆具微刺。所有刚毛平滑。第 2 触角分 4 节。口板具卵形带刺部分,与体侧带刺部分相连。下颚含 4 个末梢刚毛,其中 2 个光滑,2 个呈单面梳状,且具显著的触须,触须上带有 4 个较长的有刺刚毛。

## (六) 软体动物门(Mollusca)

共有沟腹纲(Solenogaster)、多板纲(Polyplacophora)、腹足纲(Gastropoda)、双壳纲(Bivalvia)、头足纲(Cephalopoda) 5 个纲, Neomeniomorpha、Chitonida、Caenogastropoda、Cocculiniformia、Heterobranchia、Neomphalina、Neritopsina、Patellogastropoda、Vetigastropoda、Eulamellibranchia、Filibranchia、Protobranchia、Octopoda 共 13 个目, 35 个科, 159 种。

总体特征:软体动物身体不分节(单板纲例外),左右对称(腹足类某些种类例外);身体可分为头(双壳类例外)、内脏团、足、外套膜和贝壳(尾腔纲和沟腹纲例外)五部分;口腔内有颚片和齿舌(双壳类两者皆无);神经系统有一个绕食道的神经环,其上部为脑神经索,下部为口神经索,向后两侧各延伸二条神经,背面两条为侧神经索,腹面两条为足神经索,它们分别同侧神经节和足神经节相连接;体腔退缩为围心腔;发育期常经过担轮幼虫期和面盘幼虫期。头位于身体前部,其上有口、眼、触角和其他感觉器官,有些种类头部不发达(掘足纲)或完全消失(双壳纲);足位于身体的腹部,随着生活方式的不同和对外界环境的适应,出现了各种形状。固着生活的种类足退化或消失了,而头足纲的足着生于头部口的周围;外套膜包被着身体,贝壳就是由它分泌;贝壳是软体动物的主要特征,腹足纲多数具有一个旋转的贝壳,双壳纲有左右两片贝壳,多板纲的 8 枚贝壳呈覆瓦状排列在背部,头足纲的贝壳退化,多为内壳。贝壳的结构可分为 3 层,最外层的角质层称为壳皮或皮层,中间为棱柱层,内层为霏石构成。

沟腹纲(Solenogaster)体长形,蠕虫状,体长 1~300mm;成体无壳也无足,仅在腹面有一足沟,是足退化留下的痕迹;多板纲身体扁平,卵圆形或长圆形的轮廓;背部有 8 枚覆瓦状排列的壳板,壳板周围称环带,其上常有各种石灰质的棘、刺和鳞片等。头在腹面前方,其上无触角和眼;足特别宽大,足的周围有一沟,沟内具羽状本鳃。雌雄同体,肉食性。有 Chaetodermatidae 科, *Falcidens* n.sp. 一个种,分布于 Guaymus 盆地。

双壳纲(Bivalvia)身体被以在背部由韧带相连的左右两片石灰质贝壳;有前、后两个闭壳肌,其作用与开启双壳的韧带相反,专司两壳的闭合;贝壳和韧带由外套膜所分泌,外套膜包被了整个内脏囊;外套膜由外套肌附着于贝壳的内边缘,在

贝壳内留有外套痕;动物无头,口中无齿舌;鳃在身体两侧各有两瓣,用以呼吸和摄食;口部有唇瓣一对,其上有供筛选食物颗粒的纤毛。可分 Eulamellibranchia、Filibranchia、Protobranchia 3 个目, Vesicomidae、Mytilidae、Pectinidae、Nuculanidae 和 Solenmyidae 5 个科。

多板纲(Polyplacophora)身体扁平,卵圆形或长圆形的轮廓;背部有 8 枚覆瓦状排列的壳板,壳板周围称环带,其上常有各种石灰质的棘、刺和鳞片等。头在腹面前方,其上无触角和眼;足特别宽大,足的周围有一沟,沟内具羽状本鳃。可分为 Chitonida 一个目, Ischnochitonidae、Simrothiellidae 两个科的 9 个种。

腹足纲(Gastropoda)动物可分头、足、内脏囊三部分;多数种具有一个螺旋的石灰质的贝壳,贝壳的顶部具有不同于其他螺层的刻纹,称为胚壳。可分为 Caenogastropoda、Cocculiniformia、Heterobranchia、Neomphalina、Neritopsina、Patellogastropoda 和 Vetigastropoda 共 7 个目,17 个科。

以古腹足(Archaeogastropoda)类动物为例:

Archaeogastropoda 超目, Lepetopsina 新亚目, Lepetopsacea 新超科, Neolepetopsidae 新科, Neolepetopsis 新属, *Neolepetopsis gardensis* 新种:壳体相对较厚,卵形或椭圆形,前部略微较窄;外形轮廓中等或高,壳体最高点在其顶点;壳体边缘并不处于同一平面。顶点位于中线上从前部  $2/5$  壳体之处。壳体角质层不明显。槽呈网状,呈同心状的肋不发育,间隔较宽。放射状肋条较发育,间距较窄;在主要的同心状肋条上发育一些有鳞的小结。幼体壳体内侧透明。壳体顶点区的最内侧呈灰白色,不透明,内侧厚度变大。肌肉发达。齿舌:内侧齿的尖端长度稍低于 rachidian 齿;pluricuspid 尖和边齿弯曲。rachidian 具横向凸出的基部,颈部窄,具锥形突出的尖端。外部特征:头部触角呈锥形;口盘发育固定的垂片;套膜边部集于壳体肌肉位置,边部具细小的乳突。肌肉呈马蹄形,总体较窄,位于口管内。

## (七) 棘皮动物门(Echinodermata)

共有海胆纲(Echinoidea)、海参纲(Holothuroidea)、海星纲(Stelleoidea)三个纲, Echinoida、Apodida、Asteroidea、Ophiurida 四个目, Echinidae、Synaptidae、Goniasteridae、Ophiuridae 四个科的 4 个种。

海胆纲(Echinoidea)的种类体形球形或扁圆形,骨板紧密组合形成“壳”,壳的形状有半球形、心脏形、盾形等,骨板外附着很多能动的棘,棘间有管足。消化管管状,长而盘曲,一般前端有咀嚼器。反口面有肛门。以海藻为食。主要为 *Echinus alexandri* 种,主要分布于 MAR 的热液区中。

海参纲(Holothuroidea):长蠕虫形,口在前端,肛门在后端,附贴面为腹面,上面是背面,左右对称。骨骼退化成小片。通常有管足,石管和两副筛板,筛板在体腔内。消化管管状,口旁有管足形成的触手,直肠突出形成水肺。主要为 *Chi-*



*rodota* n.sp. 种,分布于西南太平洋斐济海盆、劳海盆、马努斯海盆等热液区中。

海星纲(Asteroidea):体扁,呈五角星形或具五条或更多的腕,腕与中央盘的界限不明显。口在下方,反口面有肛门。腕的下方有管足沟,沟内有2~4行管足,管足具吸盘,有运动功能。靠近中央部分的一个间步带区有一筛板。棘和钳板很短。具 *Ceramaster misakiensis* 和 *Ophiectenella acies* 种,分别在西太平洋的马里亚纳-小笠原-冲绳海槽等弧后盆地和大西洋洋中脊(MAR)分布。

## (八) 须腕动物门(Pogonophora)或被套动物门(Vestimentifera)

含 Obturata 和 Perviata 纲,共轴鳃目(Axonobranchia)、基鳃目(Basilbranchia)、角板目(Thecanephria)三个目和 Ritiidae、Alaysiidae、Arcovestiidae、Escarpiidae、Lamellibrachiidae、Ridgeiidae、Tevniidae 和 Lamellidabellidae 共 8 个科的 10 个种。现在动物学界普遍认为须腕动物门的某些类群与其他后来发现的相似动物都具有被套体(vestmentum),应独立成一个新门——被套动物门(Vestimentifera)。

其特征是蠕虫状,虫体寓于栖管内,两侧对称,具裂体腔。多数生活于深海热泉区域,少数分布于浅海非热泉的冷水区域,因其体躯持这类动物所特有的圆筒状构造——被套而得名。所有被套动物,无论是成体或是幼体,动物体自前至后均分为界限分明的四区:闭孔区、被套区、躯干和尾体。被套是介于闭孔区和躯干之间的体躯部分,在外观上尤如一圆筒形外套包裹动物体的前端,是被套动物特有的构造,其腹面有一梨形或泪珠形纤毛区,后者以分离的腹神经索之两部分为界。起着“心脏”作用的背血管在体躯前端第一区即闭孔区都分枝形成两种完全不同类型的鳃血管系统,轴鳃纲被套,如在厚翼海沟虫所见到的轴鳃纲被套动物鳃血管系统和在巴氏瓣鳃虫所见到的基鳃纲被套动物鳃血管系统。轴鳃纲被套动物背血管和腹血管在体躯前端第一区(即闭孔区)的分枝与闭孔体垂直,鳃血管及其分枝在每一瓣鳃基部的水平处产生短的血管,这些短血管与横向的鳃瓣血管相连。

## (九) 半索动物门(Hemichordata)

为长鳃目(Enteropneusta),Saxipendidae 科的 *Saxipendium coronatum* 种,主要分布于  $EPR9^{\circ} \sim 13^{\circ}N$  和 Galapagos 区。

肠鳃纲半索动物身体呈蠕虫状,细而长。可分为吻部、领部和躯干部三部分。具有多对鳃裂。肠管直,末端为肛门。为自由穴居生活的种类。

## (十) 脊索动物门(Chordata)

为软骨鱼纲(Chondrichthyes)、硬骨鱼纲(Osteichthyes)两个纲,Chimaeri-

formes、Squaliformes、Anguilliformes、Beryciformes、Gadiformes、Lophiiformes、Notacanthiformes、Ophidiiformes、Perciformes、Scorpaeniformes、Zeiformes、Cyclopoida、Misophrioida、Siphonostomatoida 共 15 个目, 21 个科, 35 个种。

软骨鱼纲的主要特征是: 内骨骼完全由软骨组成, 而软骨中常含有多量的钙质沉淀, 借以加固, 但无任何真骨组织; 体表被有盾鳞、棘刺或裸露无鳞; 脑颅无接缝, 头部每侧有鳃裂, 各自开口于体外; 尾为歪型尾; 肠短, 内具螺旋斑, 无鳔; 雄性具有由腹鳍内侧特化而成的交配器, 称为鳍脚; 卵大, 行体内受精, 卵生, 卵胎生或胎生。

硬骨鱼纲的内骨骼出现骨化, 头部常被有膜骨, 骨骼具有骨缝。外鳃孔一对, 鳃裂外方覆以有骨片支持的鳃盖, 前后两半鳃间的鳃间隔退化。体表被有硬鳞或骨鳞, 或裸露无鳞。通常有鳔、鳍条多分节, 肠内无螺旋瓣, 心脏无动脉圆锥。一般为体外受精, 无泄殖腔。

## 第六节 海洋生物多样性及其保护

### 一、生物多样性的概念及研究现状

#### (一) 生物多样性的概念

生物多样性是地球上生命及其相互关系的总和, 是人类赖以生存的物质基础。它包括种类丰富的动物、植物、微生物及其与环境形成的生态复合体, 以及与此相关的各种生态学过程。它是生命系统的基本特征。生命系统是一个等级系统, 每个等级或层次上都存在着多样性。其中研究较多, 意义重大的主要有遗传(或基因)多样性、物种多样性、生态系统多样性和景观多样性四个层次。

遗传多样性是指种内基因的变化, 包括种内不同种群间和同一种群内的遗传变异。遗传多样性是物种以上各水平多样性的最重要来源。遗传变异、生活史特色、种群动态及其遗传结构等决定或影响着一个物种与其他物种及其环境相互作用的方式。所有的遗传多样性都发生在分子水平。遗传多样性的测度比较复杂, 主要包括染色体多态性、蛋白质多态性和 DNA 多态性三个方面。

物种多样性指物种水平的生物多样性, 是所有层次多样性的基础, 主要是从分类系统学和生物地理学角度对一定区域内物种的状况进行研究。物种多样性的现状、形成、演化及维持机制等是物种多样性的主要研究内容。物种多样性编目是一项艰巨而又急需加强的课题, 是了解物种受威胁程度及地区特有程度等状况的最有效途径。

目前生物一般以五界进行划分, 即, 原核生物界, 包括 33 个门; 原生生物界, 包括 9 个门; 真菌界, 包括 5 个门; 动物界, 包括 33 个门; 植物界, 包括 10 个门。根据估算, 地球上物种的数量大约在  $200 \times 10^4 \sim 1 \times 10^8$  种, 一般认为是  $1\,000 \times 10^4$  种。已定名者仅  $150 \times 10^4$  种。人类对地球上物种的状况了解得还远远不够。当科



学家开始对一些以前知之甚少的生态系统,如土壤和深海进行调查时,大量新物种的发现和很大的种群密度是司空见惯的现象。在温带森林,仅  $1\text{m}^2$  的面积即可容纳  $20 \times 10^4$  个螨和约  $10 \times 10^4$  个其他种类的无脊椎动物,同样面积上的热带草地能容纳  $3\,200 \times 10^4$  个线虫,1g 同样的土就可能有  $9\,000 \times 10^4$  个细菌和其他微生物。这些群落到底容纳多少个物种仍是个谜。海洋生态系也显示出不容置疑的高物种多样性。

生态系统多样性是指生物圈内生境、生物群落和生态过程的多样化以及生态系统内生境变异、生态过程变化的多样性。生境主要指无机环境,如地貌、气候、土壤、水文等。生境的多样性是生物群落多样性甚至是整个生物多样性形成的基本条件。生物群落的多样性主要指群落的组成、结构和动态方面的多样化。生态过程主要指生态系统的形成、结构和功能在时间上的变化以及生态系统的生物组分之间及其与环境之间的相互作用或相互关系。

景观是大尺度的宏观系统。景观多样性就是指由不同类型的景观要素或生态系统构成的景观在空间结构、功能机制和时间动态方面的多样化或变异性。景观要素是组成景观的基本单元,相当于一个生态系统。依形态的变异,景观要素可分为嵌块体(patch)、廊道(corridor)和基质(matrix)。前者是景观尽度上最小的均质单元;廊道是联系嵌块体的桥梁和纽带;基质是相对面积大于嵌块体和廊道的景观要素,是景观中最具连续性的部分,往往形成景观的背景。景观功能是指生态客体即物种、能量和物质在景观要素之间的流动。

景观多样性(特别是景观格局)与生物多样性保护、生境(特别是片段化、岛屿化生境)对生物多样性的影响、景观异质性与景观多样性的测度、人类活动对景观多样性的影响、景观的规划与管理等方面正引起研究者的广泛关注。

## (二) 生物多样性的价值

生物多样性为人类提供了取得基本食物的可能,被大面积种植的农作物为人类提供了必需的粮食,各种家禽、家畜、海鲜为人类提供了必要的蛋白质,而蔬菜、水果等均为人类日常生活所必需。人类所用药物大部分来源于各种动植物和微生物。生物多样性还为人类提供多种多样的工业原料,如木材、纤维、橡胶、油脂等,而煤、石油、天然气也是由地层中储藏的森林演化而来的。除了以上直接价值外,生物多样性还在能量固定、气候调节、稳定水文、保护土壤、贮存营养元素、维持进化过程、吸收和分泌污染物等方面起着巨大的作用。生物多样性不但支撑着人类的生存和发展,而且支撑着整个地球的演变。

## (三) 全球生物多样性现状及其保护研究

由于人类活动的不断加剧,致使全球生物多样性受到的威胁日益严重。被誉

为“物种宝库”的热带雨林正以每年  $200\,000\text{km}^2$  的速度锐减,天然草场以每年  $100\,000\text{km}^2$  的速度荒漠化。昔日连续不断的森林景观现多已残破不全。这种生境片段化或岛屿化的现象是当前生物多样性大规模丧失的主要原因。物种灭绝的原因几乎全部与人类活动有关,即生境的破坏或片段化;过度掠取动植物;外源种的引入;由上述三个原因导致的次生灭绝效应。据专家们估计,在过去的  $60 \times 10^8$  年中物种的自然灭绝速度大约是每年 1 种,而现在由于人类活动所引起的物种灭绝速度至少是自然灭绝速度的 1 000 倍。如果人类不采取有效措施加以保护,至本世纪末,地球上将有 15%~20% 的物种将永远消失。严峻的形势,使得生物多样性及人类活动对生物多样性影响的研究引起国际社会的广泛关注。

早在 1948 年,美国的 Osborn 在其《我们被掠夺的星球》一书中就已提到地球上不能没有森林、草地、土壤、水分和动物,缺少任何一部分,地球将死亡,变得像月亮一样。在 20 世纪上半叶农药开始大量用于农业生产中时,20 世纪 50 年代出版的《寂静的春天》一书,就对农药的应用会引起生态严重失衡做了预见性描述,DDT 等农药对大自然的严重污染会对所有生物的生存构成威胁,如果不采取措施对污染加以控制,我们地球上鲜花烂漫、虫吟鸟鸣的春天将变成寂静荒凉的冬天。1972 年联合国召开了第一次人类环境会议,1980 年联合国环境规划署等组织共同制定了《世界自然保护纲要》,1987 年世界环境与发展委员会明确提出了“持续发展”的思想,指出解决人类经济活动与自然环境持续利用之间的矛盾已刻不容缓。1984~1989 年,国际自然与自然资源保护联盟起草并多次修改了《生物多样性公约》,于 1992 年 6 月在巴西里约热内卢召开的联合国环境与发展大会上通过,150 个国家的首脑在公约上签字,并于 1993 年 12 月 29 日正式生效,迄今已有 50 多个国家批准了《公约》。该公约是全球生物多样性保护和持续利用进程中具有划时代意义的文件。

中国生物多样性特别丰富,与巴西、哥伦比亚、厄瓜多尔、秘鲁、墨西哥、扎伊尔、马达加斯加、澳大利亚、印度、印度尼西亚、马来西亚等其他 11 个国家一起被认为是世界上 12 个生物多样性特别丰富的国家。据统计,中国的生物多样性居世界第八位,居北半球第一位,物种数量约占世界物种总数的 10%,而且是一些重要物种的原产地。中国政府和社会各界的有识之士也十分关注中国生物多样性的保护与利用,不仅签署和批准了《生物多样性公约》,而且成为少数几个最早制定国家级生物多样性行为规划的国家之一。

## 二、海洋生物多样性的一般特点

与陆地相比,海洋生物的研究起步较晚,力量相当薄弱,被描述的海洋物种较少,但在某些方面,海洋生物却更加丰富多彩。如海洋中生活着世界上尚存的 33 个动物门中的 32 门,其中 15 门完全是海洋生的(表 4)。珊瑚礁,就像热带雨林



一样,以高物种多样性而著称,最近的证据表明,在深海也可能有非常高的物种多样性。许多海生物种以化学方法保护自己,海洋生物多样性为重要的新药提供了丰富的物种基础。海洋生物多样性也为人们提供了多种观赏种类和景观。海洋中生命财富远不止物种数量,地球上测得的最大生产力在北太平洋的海藻床。海洋食品提供了人类所需的大部分蛋白质。海洋光合作用和成光生物固定二氧化碳,缓和了全球变暖过程。从结构复杂的红树林海岸到似乎无特色的大洋中心水域,海洋生态系统的多样性,至少可与陆地生态系统相提并论。

表 4 海洋生态系和非海洋生态系中的动物界门类比较

海洋特有	扁盘动物门、栉水母动物门、中生动动物门、颚咽动物门、动吻动物门、兜甲动物门、帚虫动物门、腕足动物门、曳鳃动物门、星虫动物门、螭虫动物门、须腕动物门、棘皮动物门、毛颚动物门、半索动物门	共 15 门
二者兼有	海绵动物门*、腔肠动物门*、扁形动物门、纽形动物门*、腹毛动物门、轮虫动物门、棘头动物门、内肛动物门*、线虫动物门、线形动物门、苔藓动物门*、软体动物门、环节动物门、缓步动物门、五气门动物门、节肢动物门、脊索动物门	共 17 门,带 * 者系 95% 以上的物种为海洋特有的门
非海洋特有	有爪动物门	1 门

海洋科学家还不断提醒人们,人类对海洋的了解非常有限。例如,直到 1938 年,才知道腔棘鱼这种被认为是生命进化过程中的关键物种还生活在印度洋,而在此之前只知其化石。直到 1977 年,热泉口才在东太平洋发现,同时发现热泉口存在特殊的此前人类一无所知的动物类群,那里具有复杂的生态系统。科学家估计,在深海底部可能有约  $100 \times 10^4$  个未被描述的物种。在海底热泉口群落被发现的大约 20 年中,鉴定出超过 20 个新科或亚科,50 个新属和 100 个新种。对海洋的认识,对海洋生物多样性的深入研究将是人类在开发利用海洋过程中长期的必不可少的任务。

### 三、我国的海洋生物多样性

#### (一) 我国的海洋生物类群及物种资源

中国是亚太地区物种最丰富的国家,海洋物种显得更为丰富。已被描述和发现的海洋生物据几年前统计大约 20 000 多种,但实际上远不止这个数字。随着人们对海洋环境特别是深海和远洋生物的认知、研究仪器的更新、研究手段的进步,正不断有新的海洋生物物种被发现。

在海洋植物中,大型藻类主要有蓝藻门、红藻门、褐藻门和绿藻门,我国已知约

1 200 种;有可食用的藻类,如红藻门中的紫菜、石花菜;褐藻门中的海带、裙带菜;蓝藻门中的螺旋藻等,有一些种类可作为工业原料提取琼胶、卡拉胶、褐藻胶等,如红藻门中的石花菜、江蓠;褐藻门中的马尾藻等,许多种含有抗癌、治疗心血管疾病、碘缺乏症等的化学物质,为开发研究海洋药物开辟了广阔的天地,一些保健药品已相继开发成功,如施普瑞、PPS、碘晶片等。单细胞藻类主要包括硅藻门、甲藻门、金藻门等,其中硅藻门是单细胞藻类的主要成员。单细胞藻类是海洋浮游植物的主要组成部分,是海洋初级生产力的主要贡献者,为其他海洋生物提供了大量食料。

海洋植物还包括一些高等植物,如海生单子叶植物海草,我国已知 13 种;热带和亚热带海滩上特有的木本植物红树,常形成高矮不同的红树林,具有保护海岸、滩涂的作用,还可为鱼、虾、蟹等提供良好的生长繁殖场所,形成海岸高生物多样性区域。我国已知红树约 30 种,分布于广西、广东、台湾、福建和海南岛。

海洋动物门类众多,比海洋植物更加繁复庞杂。

原生动物门成员是单细胞动物,其个体虽是一个细胞,却是一个完善的有机体。与人类生活关系十分密切,某些海洋原生动物,如有孔虫、放射虫和颗石虫等是判别地层年代的指示生物,而有些种类因过度繁殖形成赤潮或寄生、附着于鱼、虾等大型动物体表而造成危害。我国已知原生动物约 2 000 种。在五界分类系统中,原生动物和单细胞藻类等合并组成原生生物界而与动物界、植物界等并列。

海绵动物是结构最简单的多细胞动物,我国已知 200 多种,绝大多数生活于海洋中。某些种类可作为工业原料,目前海绵中的活性物质已引起研究人员的注意。在药用方面正在开发中。

腔肠动物是一类常见的海洋动物,如珊瑚、海葵、海蜇、水母等,与人类关系十分密切,某些海葵可提取抗癌药物,珊瑚中可提取天然前列腺素,红珊瑚不但是珍贵的工艺品材料,近年已发现具有很高的药用价值。腔肠动物是向海洋索取新药物资源的重要研究对象之一。另外,海蜇可食用,某些大型水螅还可以作为渔场的标志,造礁石珊瑚是形成珊瑚礁的主要海洋生物,我国热带海洋中的一座座珊瑚礁为各类海洋生物提供了丰富的生长繁殖环境,其中栖居着多种多样的生物种类,是海洋中生物多样性程度最高的区域。我国南沙海域水深 50~100m 的中陆架海底分布着大面积的形似水草的单列羽螅,唐质灿等科学家将此生境命名为“拟草原”,也是海洋中高生物多样性的区域。我国已记录腔肠动物约 1 000 种。

环节动物在海洋中主要是多毛纲动物,如沙蚕、小头虫等。它们主要隐居在岩石、石砾、泥沙、海藻、珊瑚礁中,或定居、或管栖,仅少数种类为浮游生活。多毛类是重要的底栖动物,有时种群数量非常大。由于其隐居的特性,使发现和采集较为困难,实际种类和数量远远超出人们的想象。我国已发现 900 多种。多毛类动物主要取食有机碎屑,又是鱼类和其他肉食性动物的饵料,是海洋食物链上极其重要的一环。



节肢动物在海洋中主要是甲壳动物,是海洋中最常见的动物类群之一,如对虾、龙虾、蟹、寄居蟹、藤壶等。它们栖息于水层、海底、深渊、浅海、潮间带、泥沙软底、岩礁、珊瑚礁、红树林、海草床等各种海洋环境中,在海洋生态系中具有十分重要的地位,不但是底栖生物的重要类群,也是游泳动物和浮游生物的主要组成部分之一,而且具有重要的经济价值。虾、蟹等是重要的海产品,小型种类则是鱼、虾等的天然饵料,甲壳素是工业和医药原料,藤壶是重要的污损生物。甲壳动物形态变化很大,最小的猛水蚤体长不到 1mm,最大的巨螯蟹其两螯伸展宽达 4m。它们种类繁多,素有“海洋中的昆虫”之称。我国已记录约 3 000 种。由于其栖居环境复杂多样,大量种类尚未被认识。据估计,甲壳动物应是海洋中种类最多的生物类群。海洋中其他节肢动物门的类群还有种类不多的蜘蛛、昆虫、鲎等,大多意义不大。

软体动物门是目前海洋中已知种类最多的无脊椎动物门类,也是最常见的海洋生物门类之一,如扇贝、牡蛎、蛤蜊、鲍鱼、宝贝、毛蚶、乌贼、章鱼等,是海洋底栖动物和游泳动物的主要组成部分之一。软体动物不但在海洋生态系中具有十分重要的意义,与人类关系也十分密切:许多种类是重要的水产品,一些种类具有药用、工艺品、饵料等价值,也有一些种类,如船蛆会危害渔船或海岸木质设施。我国已发现软体动物约 3 000 种。

棘皮动物门全为海生,也是最常见的海洋生物门类之一,如海星、海胆、海参、蛇尾等,在海洋底栖动物中占有重要地位。一些种类,如海参、海胆等是营养价值很高的食品,而如海星等一些种类会对珊瑚、贝类、藻类等造成很大危害,还有一些种类具有药用价值。我国已发现 580 种。

苔藓动物门也是海洋中较为重要的无脊椎动物门类,多以群体形式营固着生活。除在海洋生态系中具有重要性外,因其会附着在船底、浮标、电缆等水下设施上而造成一定危害。我国已发现约 470 种,但这仅仅是一小部分。

以上介绍的是常见的无脊椎动物。脊椎动物因体躯背面中央具一条纵贯全长的脊椎骨而得名,海洋中主要是鱼类。我国已知海洋鱼类已超过 3 000 种,约占世界海洋鱼类的 1/4。海洋鱼类是最重要的海洋生物,不但种类多、数量大,是海洋中的主宰,在海洋食物链中处于顶极,而且具有重要经济价值,是为人类提供食物,是主要的海洋生物资源,在海洋渔业中占有举足轻重的地位。个别有毒种类还可作药用。除鱼类外,海洋脊椎动物还包括爬行动物(如海龟)、鸟类(如海鸥、企鹅)、哺乳类(如鲸、海豹、海豚),均在生态系和经济上具有一定价值。

海洋动物除上述种类较多、较为常见的门外,还有动吻动物门、线虫动物门、棘头动物门、须腕动物门、被囊动物门、星虫动物门、噬虫动物门、曳鳃动物门、内肛动物门、帚形动物门、腕足动物门、纽形动物门、扁形动物门、毛颚动物门、半索动物门、尾索动物门等无脊椎动物,它们多因种类少或分布区偏狭而易被人们所忽视。正是这多种多样的动物门类才使海洋生物呈现出高的生物多样性,维持了海洋生

态系统的稳定。

另外,海洋中还有各类微生物,主要是细菌,包括异养菌和石油烃降解菌等,有时数量相当大,构成海洋生态系统中不可或缺的部分。

## (二) 我国海洋生物多样性的一般特点

中国海包括黄海(含渤海)、东海和南海,管辖海域跨 38 个纬度(从辽东湾顶至曾母暗沙),约  $300 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。在世界 49 个大海洋生态系统中,中国海就有 4 个,即黄海大海洋生态系统、东海大海洋生态系统、南海大海洋生态系统和黑潮流域。这 4 个生态系的水文、生物区系和生产力各有特点。中国海岸线长约 18 000 km,具岩岸、砂岸和泥岸。滩涂面积 20 700  $\text{km}^2$ 。各岸相均有其独特的海岸生态系统。

中国海的潮汐有正规半日潮、正规日潮和混合潮 3 种类型。福建沿海最大潮差可达 8 m 以上,而西沙的潮差仅 0.8 m。潮间带生态系统与潮汐紧密相关。中潮区,亦即真正的潮间带,生物的种类最多、数量最大。水温是海洋生物种性质的最主要制约因子之一。2 月份水温南北端相差 33℃。

中国近海的海流,主要是黑潮及其分支和当地生成的沿岸流及季风漂流。此外,还有以低盐为特点的河口径流及以低温、高营养盐为特点的上升流。上升流生态系生产力高,往往是渔场的所在地。中国沿岸有 1 500 条河流入海。河口以咸淡水交替和软相底质为表征。在长江口(崇明)和辽河口等北方的河口滩涂芦苇极为繁盛;而珠江口、九龙江口、南渡河口等南方和台湾的一些河口滩涂,红树林发达。河口滩涂也是许多候鸟的栖息地。河流向海洋注入了大量的有机质和营养盐,为海洋生物的繁殖提供了良好的条件。

中国沿岸有 6 000 多个海岛。因岛屿效应的结果,海岛周围海域的物种最丰富,岛上生物区系最独特,如旅顺口外的蛇岛。海南岛南岸、东沙、西沙及南沙诸岛和台湾西岸,则有发达的珊瑚礁和珊瑚生态系统,在珊瑚礁群落中有许多珊瑚礁鱼类、蟹类和双壳类软体动物。

广阔的海域面积、复杂的地形、变化多样的理化条件,使中国海呈现了很高的生物多样性,已有记录的海洋生物有两万多种,隶属 5 界 44 门。动物界记录的种类最多,在所记录的 24 个门中,超过 2 500 种的有节肢动物、脊索动物和软体动物 3 个门,超过 100 种的有腔肠动物、环节动物、扁形动物、苔藓动物、棘皮动物、尾索动物、线虫动物和海绵动物等 8 个门。植物界 6 个门中,包括海藻和维管束植物两大类,海藻的 3 个门已记录约 800 种,维管植物的 3 个门共记录 400 多种,真正的海洋维管植物仅有 40 种红树植物和 13 种海草,其他种是海滩的盐碱植物或海岸植物。真菌界的海洋物种研究不多,仅对渤海水体的酵母和香港腐木的真菌有过研究,尚不能反映中国海真菌的概貌。原生生物界记录了 7 个门近 5 000 种,其中海洋单细胞藻类物种的研究比较充分,特别是硅藻门的研究最深入,种数最多(约



1 400 种),基本上能反映不同生境(浮游、底栖)以及个体大小(小型、微型等)的物种全貌。甲藻门是主要的有毒赤潮生物,已记录 255 种。肉足鞭毛虫门的有孔虫、放射虫的研究比较深入,特别是有孔虫,已经记录了新生代以来的物种 2 606 种。

至今,中国海洋生物绝大多数类别都进行过分类学研究,能够反映这些类群物种的概貌。但对许多单细胞生物以及小型和微型、采集和发现困难的生物,有待进行研究。对珊瑚礁生境、深海生境和热带海域的物种,也需进一步开展调查和分类学研究。

中国海洋物种具有以下特点:

(1) 中国海洋生物的特有门类多 栉水母、动吻动物、曳鳃动物、螯虫动物、腕足动物、帚虫动物、毛颚动物、棘皮动物、半索动物和尾索动物等 12 个门是海洋生境特有的,在淡水或陆地生境找不到它们。这个结果与世界海洋动物门的情况相一致,世界海洋有 28 个动物门,其中 13 个是海洋特有的。在陆地、海洋、淡水 3 种生境的共有门中,门以下一级的分类阶元中,也有一些是海洋生境特有的。如腔肠动物的珊瑚纲,软体动物的多板纲、掘足纲和头足纲,节肢动物的肢口纲、海蜘蛛纲,脊索动物门的头索动物亚门等。

(2) 中国海洋的物种,比淡水多、比陆地少 除海洋特有的动物门外,在海洋与淡水共有的门中,海洋的物种一般也都比淡水多得多(包括海绵动物门,水螅水母纲,环节动物门,软件动物腹足纲和双壳纲,节肢动物甲壳纲,以及脊索动物鱼纲)。例如,中国已经记录 3 802 种鱼,海洋就占 3 014 种,淡水仅 752 种,两种生境共有的 18 种。中国海洋桡足类 523 种,淡水仅 206 种。红藻、褐藻和绿藻虽然海洋和淡水都有,但海洋种占绝大多数。

(3) 中国海洋物种由北往南递增 有些仅分布在一个海区,有些则分布在两个海区或者遍布中国各海。在黄海共记录 1 140 种,东海 4 167 种、南海 5 613 种。中国海既是许多印度-西太平洋热带海洋生物分布的北界;又是一些北太平洋暖温种和少数冷水种分布的南界。195 种造礁珊瑚,能分布到东海西岸的仅 27 种,而且都不能成礁,成礁珊瑚的北界是海南和台湾南岸。再如北太平洋的冷温种太平洋鲱和鳕鱼,冬季可以在北黄海形成渔业,但往南没有分布到东海;北方南蛇尾(*Ophiura sarsi*)、枯瘦突眼蟹(*Oregonia gracilis*)等冷温种底栖生物,也仅分布在北黄海冷水团控制的深水区。

(4) 中国海的物种以暖水种(热带种和亚热带种)居多,也有些广分布种和暖温种,以及少数冷温种 黑潮携带许多高温、高盐的热带海域暖水种,使其扩散到东海和南黄海,对东海和南黄海生物区系的影响特别明显。例如热带戈斯藻(*Asterolampra marylandica*)、钩梨甲藻(*Pyrocystis hamulus*)、三角多面水母(*Abyla trigona*)、琴形箭虫(*Sagitta lyra*)和贞女刺萤(*Spinoecia parthenoda*)等热带浮游生物,竟能分布到东海和南黄海,成为黑潮的指标种。

## 四、海洋生物多样性研究与保护

### (一) 来自海洋的警示

1768 年在白令海,刚刚发现 27 年的最后一只斯提勒(Steller)海牛惨遭杀害,19 世纪 40 年代的大海雀、20 世纪 50 年代的加勒比僧海豹以及未知数目的其他海洋物种同样遭此劫难,海洋生物多样性丧失远不如陆地生物多样性丧失那样引人注目,但海洋遗传、物种、生态系统多样性的丧失本身也是一种全球危机。

随着技术和国际贸易的不断发展,人类的影响已经涉及远洋。即使在南极洲,那里的企鹅远离任何农业却带有 DDT,海岸线还被溢油污染,蓝鲸处于严重濒危状态。然而,物种和生态系统受害最重的则还在最靠近人类的海域。

### (二) 海洋生物易受伤害的原因

海洋的一些显著特点使得其保护任务复杂化了。首先,海洋生态系统是陆地排泄的最终接受处,大部分废物最后在那里汇集。其次,海洋生物的繁殖在时间和空间上很不均匀,对于一些广分布的物种,如热带西大西洋双棘石斑鱼,只在几个地方产卵;长寿的物种,如东北太平洋海湾的陆蛤,可能在几年中才有一次成功的繁殖。

许多海洋生物将卵产在海洋水域的表层。原来以为一些浮游生物,如海洋鱼类、无脊椎动物和植物由于其幼虫(或幼体)能散布几百甚至几千公里,因而灭绝的危险性可能较低。但事实并非如此简单。考尔台茨海区濒危的犬鱼,西大西洋海滨大十藻笠贝的绝灭,20 世纪 80 年代灭绝的东太平洋赤立奎水珊瑚,都是浮游幼虫广布型。

一些海洋生物类群是极易受到伤害的。表层栖息者(包括许多商业鱼的鱼苗),易受油和其他漂浮污染物以及增加的紫外辐射的危害。一些物种的发育需要一种以上的生境,如太平洋的大麻哈鱼种群,会受到来自任何一个生境的人为活动的威胁。一些物种成熟较慢,繁殖数量少(如海龟、海鸟和鲨鱼),易受过度采捕的伤害。人们偏爱的、用作食物和其他产品的特大物种,如巨蛤、砵磲、王蟹、金枪鱼和大鲸,它们的情况也是这样,这些物种曾经有数量可观的种群,现已遭到大量捕杀。

我国北方一著名良港的一处海滩在 20 世纪 70 年代之前曾是盛产蛤蜊的地方,但由于工业污水的不断排放,该海滩现已变成一片污泥,不但再也找不到鲜嫩可口的蛤蜊,在 20 世纪 50 年代调查时该区域的 105 种生物在 1993 年调查时已仅剩 5 种。我国著名的舟山渔场也因近岸海域的环境污染和生态破坏日趋严重而使



渔业资源日渐衰退。

海南岛东南一个港湾是一个近封闭的海湾,1992年考察队考察时,水清沙净,湾底生活着成片的滨珊瑚、蔷薇珊瑚、石芝等,其间各种生物生活其间,悠然自得,一派优美的海底盛景。但1997年再临该湾时,但见大小渔船来来往往,水面漂浮着层层油污和片片垃圾,海水浑浊,能见度仅几厘米,珊瑚早已无法生存。短短几年功夫,海底除了黑乎乎的沙泥和死珊瑚块,多彩的海底世界已不复见,栖息于珊瑚间的各类生物也荡然无存,不知是远去他乡还是遭灭顶之灾。

影响海洋生态平衡的因素很多,近年来主要是由污染引起的水质下降造成生物生活环境质量的下降和由滥采滥捕造成的经济种类种群下降或消失。

由于管理方面的原因,大量的工业污水、工业垃圾、农药、原油、生活垃圾等排入海中,造成越来越严重海水污染,引起了大量生物死亡,一些物种惨遭灭绝,其后果是严重的。由于物种灭绝或种群数量的下降,使所处生态系的生物多样性程度降低,物种间的相互依赖关系遭破坏,使所处生态系变得极为敏感,平衡十分脆弱,很易被打破而崩溃,从而带来严重的资源衰退以至枯竭。

另一方面,水质污染引起海洋环境的变化,使生物之间及生物和非生物之间相互关系被打破,某些物种因失去制约机制而会大量繁殖,有时会造成很大危害。特别是某些海藻等浮游生物暴发性繁殖引起的赤潮,使大量海藻覆盖海面,隔绝海水与空气的气体交换,使海水严重缺氧,引起大量海洋生物死亡。例如1999年3~4月在我国珠江口地区相继发生特大赤潮,就是由于裸甲藻暴发性繁殖引起的,给渔民造成了上千万元的损失。

滥采滥捕也是造成海洋生物资源减少的根本原因之一。随着我国渔船数量和吨位的急速增长,网具也越来越先进,海洋捕捞能力大幅度提高,为我国经济发展和人民生活水平提高作出了积极贡献。但是,由于管理法律法规的不完善,不可避免地会发生过度捕捞现象。

我国著名的四大海产品中的大黄鱼和小黄鱼,在20世纪50~70年代初资源量和渔获量还相当大,市场供应丰富。小黄鱼在1957年捕捞量为163 000吨,大黄鱼在1974年的捕捞量也曾达197 000吨。由于从20世纪70年代中期开始渔船吨位的猛增,对大、小黄鱼进行了掠夺性捕捞,对其资源基础造成了致命的破坏和打击,使之来不及进行必要的资源补充。从1982年开始,其捕捞量锐减,中国近海大、小黄鱼资源已逐渐枯竭,几乎不成渔汛,市场上现已基本上见不到大黄鱼了。由于捕捞过度,市场上多数其他海产品也正逐日小型化、幼体化,近年来黄东海大批小鲛鱼上市,即尚未长成成品鱼的幼鲛被捕捞,不能不令人痛心。

海南岛三亚鹿回头湾的潮间带和潮下带,在二十世纪五六十年代以前曾是我国典型的鹿角珊瑚带,景色十分优美壮观。由于鹿角珊瑚可以做成漂亮的工艺品,称为“石花”,并可烧石灰,近年当地渔民将之作为财源而大量开采,鹿回头湾的鹿角珊瑚遭到了毁灭性采挖,20世纪80年代末时该湾已几乎没有活的珊瑚,仅剩死

的珊瑚石块,原来生活其间的其他生物也随之消失。虽然国家在三亚设立了国家级的珊瑚礁自然保护区,但除对尚未被采挖的地方进行了较为有效的保护外,保护区范围以外的地方珊瑚毁坏严重,已毁坏的地方已根本不可能恢复。

海洋养殖业在中国有悠久的历史,为我国国民经济作出了重要贡献。从 20 世纪 80 年代以来,我国大力发展近海养殖业,包括滩涂养殖、网箱养殖和筏式养殖藻类和贝类。1996 年我国海水养殖产量达  $437 \times 10^4$  吨,占全年海洋水产品总量的 28%,但大规模近海养殖和养殖业发展过快也造成了海产品品质的下降。由于只重经济效益,忽视了对养殖对象生理、病理的研究和优良品种的选育,使养殖对象过度近亲繁殖、高密度养殖,造成体质和抗病力下降。过度的饵料投放也引起了海域的污染,养殖品种流入大海与野生品种交配又引起了野生亲体体质的下降,此外引进养殖种类的逃逸,可能使当地的生态系统更为脆弱,从而使得早已在日本、东南亚、南美等地区发生过的严重养殖病害也相继在我国发生。

1993 年我国养殖对虾发生了大范围严重的暴发性病毒病,虾池内的半成体虾在几天内便全部死亡。国家和地方政府虽在其后连续投入大量资金研究其病害防治,但至今没有从根本上解决问题。对虾养殖业也从此一蹶不振。由于整个中国海域中国对虾的品质已经下降,只有通过长时间自然环境的优胜劣汰方可恢复,预计短期内无法使对虾养殖业恢复到 20 世纪 80 年代末的高水平。1997 年我国扇贝养殖又遭重创,在接近成品贝时突然发病而大面积死亡,几乎绝产。据有关专家分析,也是由于体质下降而感染了病毒性传染病所致。

另外,主要是围垦和建造堤坝引起的生境丧失,外来种,包括船底带进和人工引进的物种的入侵,也是造成我国海洋生物多样性下降的原因。

综上所述,海洋生物为人类提供了大量的资源,但这个资源的持续利用又受到了来自人类本身的严重威胁。要想持续利用海洋生物资源,必须合理地开发利用,制定出严格完善的法律法规,坚决制止污染海洋的一切活动,禁止过度捕捞,海水养殖也要有新思路、新技术,避免流行病、暴发病的发生。

### (三) 海洋生物的保护研究

21 世纪是海洋的世纪,其依据是海洋有广阔的空间,丰富的资源,优美的环境,未来人类的生存与发展离不开海洋。

当今人类正面临着“人口剧增、资源匮乏、环境恶化”三大问题。随着陆地资源的日益减少,科学家们预言,对占地球表面积 71% 的海洋的开发,将成为 21 世纪使社会发展和资源可持续利用的重要领域。富饶的海洋资源为支持人类社会继续向前发展展现了美好的开发前景。在海洋资源中,除了丰富的海水动力、金属与非金属矿床、石油和天然气等资源外,海洋生物将是现今和将来人类所依赖的最主要、最直接的资源。



浩瀚的海洋,蕴藏着极为丰富的生物资源,当前海洋生物资源的开发利用主要集中在水产养殖、捕捞、天然产物的筛选、提取及利用等领域。目前海洋水产业已占我国海洋产业总值的 58.9%,海洋水产生农牧化已成为开发海洋生物资源的成功之路。我国海产养殖总量以及海藻、对虾、扇贝的养殖产量已连续数年居世界首位。

海洋生物资源是海洋资源的重要组成部分,其最大的特点是属于再生资源,但也并非取之不尽,用之不竭。随着人类活动的加剧而造成的海洋环境污染程度正呈急剧上升趋势,加之对某些水产品的过度捕捞造成的资源补充迟滞,使得海洋生物资源呈逐日减少趋势。如果不对看似巨大但却有限的海洋生物资源加以必要的保护,不能做到有节制地、合理地开发利用,则类似陆地上已发生的森林面积大规模减少、荒漠化日趋严重、害虫日益猖獗等现象也将会在海洋中发生,人类对海洋生物资源的持续永久利用将是不可能的。实际上在某些海域海洋生物资源已经遭到了严重的不可逆转的破坏。全面权衡开发与保护、发展与环境的利弊得失关系,是生物多样性持续利用的关键。

生物资源又是可再生,可持续利用的,这也是生物多样性工作者的职责。要想实现人类对海洋生物资源的持续开发利用,首先需要了解海洋生物资源的结构,从而制定出保护和合理开发的策略。我们知道,如果想从一个生态系当中不断得到某种生物资源,就必须使这个生态系保持持续的稳定,而生态系的稳定取决于影响这个生态系的气候、光照、温度、湿度等物理、化学因子的有规律性和组成生态系的生物群落的稳定性,生物群落的稳定性又取决于组成该群落的生物物种的数量和种群大小的合理性。一般认为,一个生物群落包括的物种越丰富,生物关系越合理,即生物多样性程度越高,则该群落越稳定。海洋生物也是这样。它们在漫长的地质演变过程中逐渐形成了一个非常完善的生态体系,相互间的关系已十分严密合理,种类和数量已充分适应了海洋的各种物理、化学条件,生物多样性程度在不同区域、地点变化多样,达到了一个相对稳定而又在一定条件下和一定范围内波动的状态,即生态平衡状态。

这个平衡是有条件的。当生态系中的某个或多个因子受到破坏,发生较大变化时,生态系就会产生较大的波动,当波动超出了其可以承受的幅度范围,原有的平衡就会被打破,生态系中的生物无论种类还是种群密度都会因生活环境失去平衡而发生很大变化,这个变化对于各个物种来说往往是不利的,有的物种的种群会极度变小,有的则会灭绝,再也不能恢复。一个生态系失去平衡,则人类从中所取的生物资源也就会变少甚至失去,以至不可持续利用。

海洋生物多样性从 20 世纪 80 年代以来受到了越来越多的国际组织和各国政府的重视,先后成立了若干相关的研究机构,组织研究计划,并出台了一系列条约、公约等。与海洋生物多样性研究及其保护有关的主要的或著名的研究组织、研究计划和条约有:

生物多样性公约(Convention on Biological Diversity)  
联合国 21 世纪议程  
联合国海洋法公约  
联合国环境规划署(UNEP)  
联合国开发计划署(UNDP)  
联合国教科文组织(UNESCO)及其海岸带计划(COMAR)、政府间海洋学联合会(IOC)、国际补充实验计划(IREP)  
联合国粮农组织(FAO)  
联合国环境与发展大会(UNCED)  
国际生物多样性保护工作组(IPBC)  
国际生物海洋学联合会(IABO)  
国际自然与自然资源保护联盟(IUCN, 即世界保护联盟)及其国家公园与保护区委员会(CNPPA)、物种生存委员会(SSC)  
国际物种编目系统(ISIS)  
国际科学联合会委员会(ICSU)及其国际地球与生物圈计划(IGBP)、国际生物科学联合会(IUBS)、环境问题科学委员会(SCOPE)、海洋研究科学委员会(SCOR)、全球海洋通量联合研究(JGOFS)、海岸带陆海相互作用(LOICZ)  
世界保护监测中心(WCMC)  
世界自然基金会(WWF)  
全球环境基金(GEF)  
系统与进化生物学国际会议(ICSEB)  
欧洲共同体海洋研究网络(MARS)  
南极海洋生物资源保护公约(CCAMLR)  
美国世界资源研究所(WRI)  
美国国家海洋实验室联合会(NAML)  
海洋保护与发展计划(MCDP)  
濒危野生动植物国际贸易公约(CITES, Convention on international trade in endangered species of wild fauna and flora)

1998 年是国际海洋年,为政府、科研、民间机构及有识之士大力宣传普及海洋知识,提高全民族、全社会热爱海洋、保护海洋的意识提供了机遇。人大、政协两会期间,数位人大代表和政协委员提出各种议案,指出应重视海洋生态系统和海岸生态系统的保护工作。两个系统是海洋生物资源可持续利用的基础,发出了从战略上应先开发远洋后开发近海的呼吁,从科学角度给政府部门制定政策、法律、法规提供了依据。“积极发展海洋经济,合理开发利用海洋资源”已逐渐成为政府部门和科研人员的共识。国家宣布了不同海区的休渔期,即休渔期禁止各类船只在有关海域进行捕捞作业。1998 年休渔期又较往年延长了一个月,范围也扩大了一个



纬度,以更好地在繁殖期保护海洋生物幼体,这不失为合理捕捞,早日实现可持续利用海洋这一人类主要的可再生食物资源的重要举措。一些经济鱼类在实行休渔期制度后资源量明显增大,有明显的增产效果。对于海上养殖,有关专家也正在提出合理划分养殖区,认真研究生理、病害、提高品质等,以减少负面效应。几位著名科学家早在十几年前就已提出的海洋渔业生产农牧化更是从战略高度解决养殖生产出现的问题的设想,并已在某些海域见到明显成效。而治理海洋污染更是关系到海洋生物资源能否为我们持续利用的关键,也是摆在国民特别是政府职能部门面前的严峻的长期的战略任务。国家自然保护区和许多地方级海洋自然保护区的设置,是有效地保护生物资源的措施,并已有了明显的成效。中国保护生物多样性已经采取了许多措施,但还必须落实和加强。

为了维持海洋的整体性和海洋资源的持续生产和功能,不仅需要注意他们的组成物种,而且要重视整个生态系统。河湾和盐沼、红树林、海草床,这些临近城镇的生态系统几乎在世界范围内严重退化。由于船只在压载水舱中携带了大量的鱼苗,因而在最忙碌的港口,外源种极为常见,超过半数的物种是从外面侵入的。许多接纳农区水系的港湾受到了农药的污染以及农业和林业形成的淤泥的堵塞。世界范围内明显不断增加的珊瑚的白化可能是珊瑚礁和其他海洋生态系统出现大规模生态变化的前兆。全球气候变化甚至能对极为边远的地区产生影响。海洋保护在近 20 年才受到重视。造成这一迟缓的原因有三个,首先,因为海洋并不是他们生活中的要素,所以人们很少注意到它受到的危害,而同样的危害在陆地上则是极易感知的。例如,排放到海洋中的废物似乎很容易地消失了。海洋是如此广阔使得人们认为它是取之不尽的、用之不竭的,很少有所警醒,即使当渔业崩溃和生态系统恶化。其次,没有为了保护而管理海区的传统,而陆地的保护区已经存在一个多世纪了。海洋保护区的策略和计划仅仅是近 15 年的产物,还需要普遍的认可。虽然保护和持续利用的关键是海岸带的综合资源管理,但几乎没有一个地方采用。再次,大部分海洋处在法定的国界外,即使是领海和“专属经济区”也是共有的财富。因而将海洋认作是一个“开放性资源”,竞争性开发便成为一个惯例。即使针对鲸和海豹管理的渔业公约和国际协定已经存在了一段时间,但仅在近 20 年里,区域海洋公约、防止海洋污染公约、联合国海洋法公约(仍缺乏足够的认可以至实施)等才开始形成海洋的国际法框架。

海洋是全球生命支撑系统的一个基本组成部分,也是一种有助于实现可持续发展的宝贵财富。但全球气候变化和沿海地区频繁的经济活动,引发了海洋环境和资源问题更加复杂和严重。海洋就像一个严重受伤的病人,在世界各处都频频告急。因此,需要全世界的国家、政府、人民一起努力,来医治和维护我们这个赖以生存的家園。

只要我们携起手来,以主人公的姿态迎接国际海洋年,宣传海洋,提高全社会的海洋环保和海洋科技意识,人人为建设“海上中国”出一把力,使人类成为海洋、

海洋生物的真正朋友,丰富的海洋生物资源便会为人类持续利用下去。

## 主要参考文献

- 山东省地方史志编纂委员会编. 1993. 山东省志—海洋志. 海洋出版社
- 中国科学院生物多样性委员会. 1992~1997. 《生物多样性译丛》(一、二、三). 科学出版社
- 中国科学院生物多样性委员会. 1994. 《生物多样性研究的原理与方法》. 中国科学技术出版社
- 中国科学院生物多样性委员会等. 1995. 《生物多样性研究进展》. 中国科学技术出版社
- 中国科学院生物多样性委员会等. 1998. 《生物多样性与人类未来》. 中国林业出版社
- 中国濒危物种进出口管理办公室等. 1993. 《濒危野生动植物国际贸易公约》
- 尹文英, 梁爱萍. 1998. 有关节肢动物分类的几个问题. 动物分类学报. 23(4): 337~341
- 世界资源研究所等. 1992. 《全球生物多样性策略》. 中国标准出版社
- 刘瑞玉、李新正(主编), 第六篇, 中国海洋生物. 中国海洋志(曾呈奎主编)
- 华中师范学院, 南京师范学院, 湖南师范学院. 1983. 《动物学》. 高等教育出版社
- 华惠伦, 殷静雯. 1993. 中国保护动物. 上海科技教育出版社
- 孙奕, 陈吗. 刺参体内外微生物组成及其生理特性的研究. 海洋与湖沼. 1989, 20(4): 300~557
- 戚庆泰等. 中国鱼类系统检索. 科学出版社. 1987
- 朱元鼎. 中国软骨鱼类志. 科学出版社. 1960
- 江静波等. 1982. 《无脊椎动物学》(修订本). 人民教育出版社
- 杨纪明, 李军. 1995. 近十五年来中国海洋鱼类学的研究概况. 海洋科学集刊. (36): 297~310
- 杨德渐, 王永良等. 1996. 《中国北部海洋无脊椎动物》. 高等教育出版社
- 沈国英, 施并章. 海洋生态学(修订版). 厦门大学出版社. 1996
- 陈大刚, 焦燕. 1997. 中日海洋鱼类与分布的比较研究. 青岛海洋大学学报. 27(3): 305~311
- 陈吗, 刘秀云等. 褐藻取降解菌的研究 III. 海带育苗系统中脱苗和烂苗原因分析及其预防措施. 海洋与湖沼. 1984. 15(6): 581~589
- 陈吗. 1987. 海洋细菌. 中国大百科全书(海洋科学卷). 中国大百科全书出版社. 414~416
- 陈吗. 1987. 海洋真菌. 中国大百科全书(海洋科学卷). 中国大百科全书出版社. 434
- 国家海洋局科技司、辽宁省海洋局. 1998. 《海洋大辞典》编辑委员会编. 海洋大辞典. 辽宁人民出版社
- 孟庆显, 余开康. 1996. 鱼虾蟹贝病诊断和防治. 中国农业出版社
- 林伟、陈吗. 1998. 微藻与细菌相互关系研究在海水养殖中的重要意义. 海洋科学. 4: 34~37
- 武汉大学、复旦大学生物系微生物学教研室编. 1987. 微生物学(第二版). 高等教育出版社
- 武汉大学等三校. 1978. 《普通动物学》. 人民教育出版社
- 郑作新. 脊椎动物分类学. 农业出版社. 1964
- 金德祥. 1965. 中国海洋浮游硅藻类. 上海科学技术出版社
- 南京师范学院生物系. 《无脊椎动物学》(修订本). 高等教育出版社
- 徐怀恕, 张晓华. 1998. 海洋微生物技术. 青岛海洋大学学报. 28(4): 265~269
- 钱迎倩, 马克平等. 1994. 生物多样性研究的原理与方法. 中国科学技术出版社
- 阎铁等译. 1987. 海洋沉积物生态学—底栖生物群落结构与功能导论. 海洋出版社
- 黄宗国. 1994. 中国海洋生物种类与分布. 海洋出版社
- 厦门大学植物生态学研究室译. 1989. 海洋植物学. 厦门大学出版社
- 厦门大学植物生态学研究室译. 1989. 海洋植物学. 厦门大学出版社
- 曾呈奎等. 1962. 中国经济海藻志. 科学出版社
- 联合国教科文组织人与生物圈计划中国委员会. 1988. 《人类属于地球》. 北京出版社



- 董金海. 1987. 海洋哺乳动物. 中国大百科全书——大气科学、海洋科学、水文科学(第 296~298 页). 中国大百科全书出版社
- 蒋志刚, 马克平, 韩兴国. 1997. 《保护生物学》. 浙江科学技术出版社
- 霍尔斯特德著, 杨纪明, 赵仲康译. 1984. 世界海洋毒鱼. 科学出版社
- (原著: Poisonous and venomous marine animals of the world. Vol. II 1967 and Vol. III 1970 by B. W. Halstead, United States Government Printing Office)
- Alexander, R. M., 1979. The Invertebrates. Cambridge University Press
- Austin, B., 1988. Marine Microbiology, Cambridge University Press
- Barnes, R. D., 1980. Invertebrate Zoology, 4<sup>th</sup> ed., Saunders, Philadelphia
- Biodiversity Committee of the CAS, 1992. Biodiversity in China. Science Press, Beijing
- Bold Harold C. and Wynne Michael J., 1978. Introduction to the Algae. Prentice-hall, Inc
- Braatz, S., 1992. Conserving Biological Diversity. World Bank Technical Paper no. 193
- Dawson E. Yale, 1966. Marine Botany: An Introduction. Holt, Rinehart and Winston, Inc
- Doucette, G. J., Assessment of the interaction of prokaryotic cells with harmful algal species, In Harmful Marine Algal Blooms, ed. by Lassus, P. et al., Technique et Documentation -Lavoisier, Intercept Ltd., 1995, 385~394
- Fuhrman, J. A. & Suttle, C. A., 1993. Viruses in marine planktonic systems, Oceanography, 6(2): 51~63
- GESAMP, 1997. Marine Biodiversity: Patterns, threats and conservation needs. GESAMP Reports and Studies no. 62
- Glowka, L., et al., 1997. A Guide to the Convention on Biological Diversity. Environmental Policy and Law Paper no. 30
- Grassle, J. F., et al., 1990. Marine Biodiversity and Ecosystem Function. Biology International Special Issue 23: 1~19
- Harris, J. M., 1993. The presence, nature, and role of gut microflora in aquatic invertebrates: a synthesis, Microb. Ecol. 25: 195~231
- Hickman, C. P. et al., 1973. Biology of Invertebrates, 2<sup>nd</sup> ed., The C. V. Mosby Co.
- Humes A G. 1987. Copepoda from deep-sea hydrothermal vents. *Bull. Mar. Sci.*, 41(3): 645~788
- Humes A G. 1996. Deep-sea Copepoda (Siphonostomatoida) from hydrothermal sites on the mid-Atlantic ridge at 23° and 37°N. *Bull. Mar. Sci.*, 58(3): 609~653
- Jensen, P. R. & Fenical, W., 1994. Strategies for the discovery of secondary metabolites from marine bacteria: ecological perspectives, *Annu. Rev. Microbiol.*, 48: 559~594
- Johnson, J. W. & Sparrow, F. K., 1961. Fungi in Oceans and Estuaries, J. Gramer
- Jones, A. K., 1982. The interaction of algae and bacteria, In: Microbial Interaction and Communities, Vol. I, ed. by Bull, A. T., et al., Academic Press Inc. 189~248
- Kohlmeyer, J. & Kohlmeyer, E., 1979. Marine Mycology: the higher fungi, Academic Press
- Lerman, M., 1986. Marine Biology. The Benjamin/Cummings Publishing Co., Menlo Park
- Moriarty, D. J. W., 1997. The role of microorganisms in aquaculture ponds, *Aquaculture*, 151: 333~349
- Nelson, J. S., 1994. Fishes of the world (3rd edition). John Wiley & Sons, Inc. New York
- Norse, E. A. (ed.), 1993. Global Marine Biological Diversity, A Strategy for Building Conservation into Decision Making. Island Press, 383 pp
- Rheinheimer, G., 1986. Aquatic Microbiology (3rd ed.), A Wiley-Interscience Publication
- Russell-Hunter, W. D., 1979. A Life of Invertebrates. MacMillan Publishing Co., NY
- Sieburth, J. M., 1979. Sea Microbes, Oxford Univ. Press

- Tseng ed. , 1983. Common Seaweeds of China. Science press
- UNESCO, UNEP, SCOR, IABO, 1992. Coastal systems and sustainable development. Unesco reports in marine science, no. 64
- Webb, J. E. et al. , 1978. Guide to Invertebrate Animals. MacMillan Publishing Co. , NY
- Yayanos, A. A. ,1995. Microbiology to 10, 500 meters in the deep sea, Annu. Rev. Microbiol. , 49: 777~805



# 第四章 海洋生态

## 第一节 海洋生命的理化环境:流体介质中的生命

鱼儿离不开水,这亘古不变的话语说明了水对于鱼的重要性,海洋特定的物理化学环境是海洋生物生存繁殖的基础和根本,离开了海洋环境也就谈不上海洋生物,特定的海洋环境决定了特定生物种群的结构与数量。下面我们首先来了解海洋环境的种类,而后阐述对海洋生物来说重要的海洋理化环境特性。

### 一、海洋环境的分类

海洋环境可以分成两个主要的区域:海底区域和水层区域。水层区域还可细分为浅海环境(覆盖大陆架的海水)区和大洋环境(深海海水)区。水层区域也还可以再按深度细分。海底区域常分成沿岸区(200m 以内)和深海区。近岸海区还可以更按深度划分。表 5 列出各种环境对应的深度范围。注意对海底和水层两个区域的某些带可能冠以同样的名字。深度的划分是相对的,与生命的形式有关系,可能有不同的含意。例如 7 000m 深的水,应归入超深水层环境,而 4 000m 的海底就是深海底环境。也可以根据大部分光不能透过 200m 深,而将水层环境分成两个带。上层透光带称为真光层,在这个区内植物能进行光合作用。深处的黑暗区域称为无光带。

表 5 海洋各种环境的深度范围

深 度/m	海底环境区		水层环境区	
高潮以上		潮上带		
高潮到 40~60	沿岸区	潮间带	浅海区	
60~200		潮下带		
200~2 000		深海带		深海带
2 000~6 000	深海区	深渊带	大洋区	深渊带
6 000 以上		超深渊带		超深渊带

### (一) 海底环境

海底环境包含从露在外面的潮上带到超深环境。显然,在不同的环境下底栖

生物也不一样,没有一种生物在所有环境下都能找到。

沿岸区可分成3个带,从基本上暴露的潮上带到有时暴露的潮间带,再到较深的潮下带。潮上带的环境极端恶劣,在那里生活的动物几乎永远露在水面以上,仅仅高潮、风暴或碎浪卷起的浪花能淹没它们。在这种环境下生活的动物全世界都差不多:即和地衣一起附着在岩石上的腹足类软体动物、沙滩上的蟹和端足类甲壳动物。

潮间环境包括从在低潮位周期性露出的区域到40~60m深处。潮间带的宽度取决于潮差和潮底的斜底。生活在这个带内的动物也必须能抵御碎浪的冲击。许多种动物在海底钻洞藏起来以抗浪,同时也避免了低潮时暴露在大气中所造成的伤害。附着植物在没有足够的光线的深水中不能生存,大多数附着植物能生长的海底深度决定了潮间带的外缘。只有一小部分海区适于生长附着植物,而且即使在这个海区内也有相当大的部分不能利用,因为海底可能过于混浊,或者由于别的原因不适于植物生存。

潮间带是研究得最透彻的海洋生物环境之一,因为潜水员可以观察它。这个环境里的动植物非常多,而且各处不同。潮间带的外面是潮下带,它的外缘达到200m或400m深。这个界限是藻类植物能够生存的最大深度,这主要是光线和温度决定的。从潮间带向外走进潮下带,植物减少而动物增加。潮下带的外缘一般与大陆架的边缘一致,是渔业广泛利用的海区。我们对深海区系不像对比较浅的沿岸区系了解得那么清楚。深海区系中没有高等植物,只有细菌能在这么深的海里生存。

海洋较深的部分状态是一致的:随着深度增加,温度慢慢降低;盐度基本上是恒定的;每增加10m深度,压力增加1个大气压。因为大多数生物大部分是水构成的,即使有空气间隙的话也很小,还因为水的可压缩性非常小,深海的压力本身对那里的生命来说并不是致命的因素。当然,压力对深海动物的生命过程的影响也是很大的。

深海区的状态一致,使人们认为四季好像对海洋深处的生物没有什么重要性。用很多现象(比如繁殖)来说,在浅水中是有季节性的。但实际上有些季节性效应可能在深水中也存在。例如在美国北卡罗来纳州附近海区产卵的几种深海动物仅仅在8月到11月产卵,在南极洲附近则仅在7月到10月。这就提出了两个有趣的问题:这些动物怎么认识到当时是什么季节呢?为什么两半球动物的产卵期都一样?应当注意:北半球的冬天还是南半球的夏天呢!

深海海底常常是黑暗的,仅存的底栖动物已经适应了这种条件。食物并不像在沿岸区系中那样丰富,一般都认为深海动物的食物是从表面层沉下到深海海底的有机物。表面层内产生的有机物在沿岸区系内比较多,离陆地越远,有机物越少,在深海的表面层已经很少了。这些食物只有很少一部分能到达海底,而且在海水中下沉的过程中还要分解和腐烂。数量还要再减少。所以,深海动物只能是小



的食腐动物,而不会是大的食肉动物。

## (二) 水层环境

水层环境,可分为浅海区 and 外海大洋区。二者之间的边界非常不明确,一般都取在大陆架的边缘。

浅海水层环境中,有河流带来淡水的地方,一般条件变化多端。因此在这种环境中生活的生物必须能适应盐度的大幅度变化。沿岸上升流和河水把营养物质带进这个环境来。这些营养物质的供给保证了浮游生物的大量繁殖,这些生物是海洋中的基本食物。食物吸引了其他种类的生物,使得浅海海区通常是海中生物最丰富的海区,人类从这里捕获大部分海生鱼类和其他种类的食物。

大洋区也可分为透光区和无光区,分界大约在 200m 深处。与浅海环境相比,大洋海区的盐度基本上是恒定的。温度随深度增加而降低,变化最快的是大约 100m 深的地方,形成温度跃层,海面海水的温度变化与纬度有函数关系。海面营养物质常常很少,而随着深度增加而增多。

在较深的水中,海流相对较小。深海是几乎完全黑暗的地方,而且很少变化。深海水层是世界最大的生态系,大约海洋总体积的 3/4 都在这个区内。

## (三) 海洋环境的性质

根据以上的分析,可以把海洋环境的特定性质总结在图 14 中,在不同的环境中,其性质截然不同,支持的生物种群结构也明显不同。

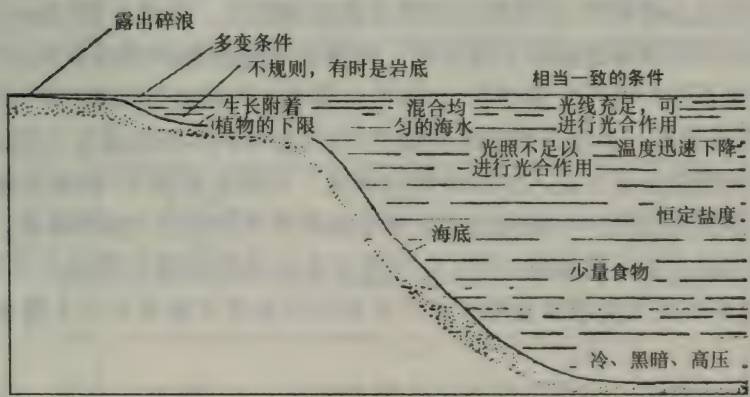


图 14 海洋环境的性质

## 二、影响海洋生物生存的重要海水物理化学因素

水对生命十分重要,它是植物生产食物所必需的原料。在这一方面,水的一个重要性质就是它的溶解能力。水比别的液体更能溶解和携带更多的物质。因此能够供给动植物生存所必需的关键性的气体和矿物质。海水本身支撑住很多种生物,有时它们就不需要骨骼了,例如水母和其他漂浮在海洋中的小动物。支撑的另一个作用是使极大的动物,例如鲸,能在海中共存。在陆生动物中还没有能够支撑那么大重量的骨骼结构。最大的恐龙也是水生的。

海水是一种缓冲溶液,就是说它有较稳定的酸碱度。海水微呈碱性,它的 pH 在 7.5 和 8.4 之间。水的酸度或碱度是由氢离子( $H^+$ )和氢氧离子( $OH^-$ )的浓度决定的。如果两种离子数量相等,溶液就是中性的;如果  $H^+$  的浓度高于  $OH^-$  的浓度,溶液是酸性的;如果低,就呈碱性。通常浓度用氢离子活度的负对数(pH)来表示。海水的碱性状态对生物是必需的,这样才能分泌出碳酸钙质外壳;如果海水是酸性的,碳酸盐就要被溶解掉了。海水缓冲溶液的另一个特点是富含各种形式的碳,存在于水中。碳是植物生产有机物所必需的。

海水的另一种对生物重要的性质是它的透明度。光能透过海水到达相当深的地方,因为光合作用是需要光的,这就意味着这种重要的过程不仅限于海洋表面几米的水中,而且在某些区域 200m 深处也存在,极限深度与水的透明度有关。

海水也有很大的热容量,要提高它的温度,需要大量的热,还要很大的蒸发潜热,凝结时释放热,蒸发时吸收热。这些性质使海水温度保持相对小的变化,而迅速变化对大多数海洋生物是非常有害的。

海水中的元素对生物也很重要。海水中若干元素含量之比与大多数海洋生物体液中的比惊人地相似,而与陆生动物体液差别很大。体外介质(海水)和体内介质(体液)的相似对渗透是必不可少的。两种被半透膜隔开的溶液间会发生渗透,膜两边浓度不同时就会产生渗透压,水将透过膜进入比较浓的溶液(图 15)。浓度差越大,渗透压越高。生物必须能抵抗渗透压,以保持内体液的成分。例如淡水鱼在淡水中必须能防止淡水进入体内冲淡内体液。在海水环境中,体液与体外环境相似使渗透压很低。可以说这些生物不需要更多的能量去保持体液。咸水渗透压的平衡比淡水中容易控制,所以有些咸水水生动物比最大的淡水水生动物大。因此,海水含有的大量溶解盐维持海洋生物体的渗透平衡是海洋生物生存至关重要的因素。

不同海域海洋中的温度的变化范围大约从  $-2^{\circ}C$  到  $40^{\circ}C$  以上。盐度可从河口、沿岸的接近零到红海的 40‰。深度可超过 10 000m。压力是上面的水的重量产生的,从海面的 1 大气压到深海海沟处的 1 000 多大气压,深度每增加 10m,增加 1 个大气压。透光性也是变化的,日光很少有透过 1 000m 深的。虽然这些状态



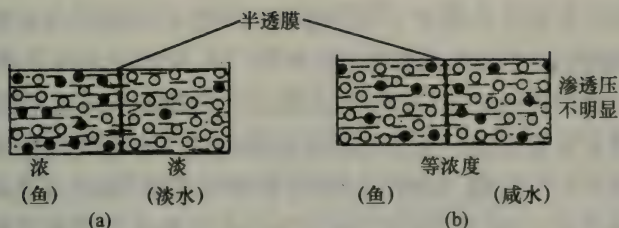


图 15 渗透压示意

(a) 生活在与体液浓度不同的液体中的动物的渗透效应的图解。浓度差产生渗透压,动物必须做功以保持体内的成分; (b) 体液的外界液体的浓度相似,不产生明显的渗透压。

(a) 类似淡水鱼; (b) 类似咸水鱼

的变化范围很宽,可是在很多大海区内的状态还是均匀的,例如温度在大部分海洋中相似(图 16)。连通的海洋的表层海水的盐度更加均匀,通常为  $34.6 \sim 35$ 。如果没有高纬度表层海水受冷下沉的话,供氧可能是限制深海存在生命的因素;然而下沉海水把含氧的水团带到海底或海底附近,使生命从海面到最深的海底都可能存在。显然压力对动物的生命有影响,不过很多种生物用特殊的器官能适应它,因而能够生活在相当大的深度范围内。例如鲸能够潜到  $1000\text{m}$  深,那里压力有  $100$  个大气压。而大多数生物虽然只能在变化范围很小的状态中生活,可是它们在生长的各个阶段却可能生活在不同的环境中。

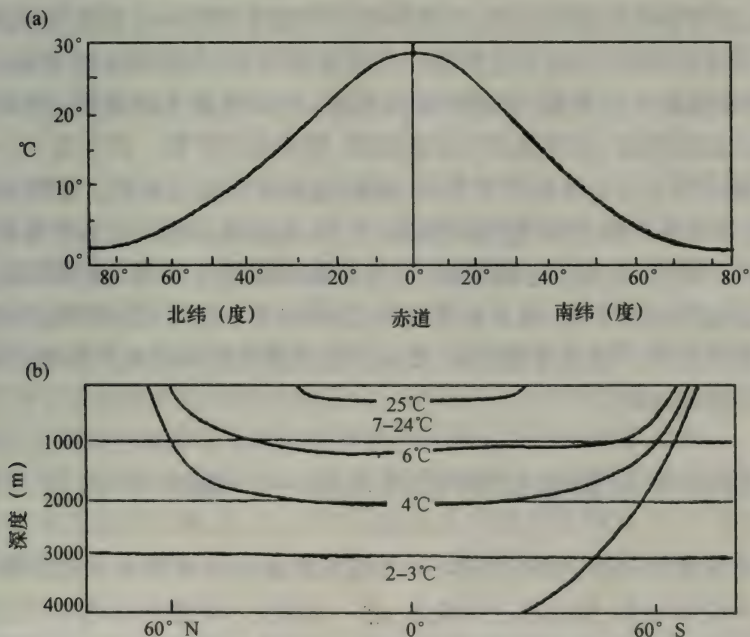


图 16 海水的温度示意

(a) 海面平均温度与纬度的函数关系; (b) 理想的海洋中温度变化与深度、纬度的关系

海水的运动对生物十分重要。运动能把植物生长所需的营养物质从深水带到表层海水中,使植物得以利用。运动还是废物、卵、幼体或成体扩散的途径。水的运动也会产生一些不利的结果,比如把动物从它们所在的环境带到对它们不利的环境去。在冷暖水互相交锋的地方会发生这种情况。海流可以把海水中的生物从一个区域转移到另一个区域,生物可以获得更多的营养,同时由于环境的改变还会带来某些生物种的衰退、变异,这对于海水中的大多数生物是非常重要的。潮流与风浪还能对海底沉积物产生搬运和破碎等,从而影响底栖生物,主要通过孔隙度和渗透率的改变来影响底栖生物的生长繁殖。在一些特殊的生态系中,海水的运动还会加速海洋生物对水中营养物质的吸收,如在珊瑚礁生态系中,海洋生物的相对固着可能是珊瑚礁生态系维持高生产力的根本原因,因为正是由于生物是相对固着的,它才有可能大量吸收流动的寡营养水中的营养物质,如果生物随海水运动,这种反向特性就可能不存在。

溶解在海水中的氧是海洋生命活动不可缺少的化学物质。浮游植物在光的作用下,通过光合作用,吸收  $\text{CO}_2$  和营养盐,使无机物转变化为有机物并释放出  $\text{O}_2$ ,在无光的环境中,通过呼吸作用,有机物被氧化,消耗  $\text{O}_2$  而释放  $\text{CO}_2$ ,所以真光层的氧,可部分从浮游植物的光合作用得到补充,但海水的垂直混合和海-气交换是海水中氧变化的主要因素,在东海的表层水中,上下层海水的混合和海-气界面的交换占氧变化量的 80% 以上,生物活动引起的变化在 20% 以内。

渤海、黄海和东海都比较浅,大部分处于深度不到 200m 的大陆架海区,所以氧的分布和大洋不同,而且变化复杂。以南黄海为例:冬季海水对流强,垂直分布均匀;春季表层水开始升温,氧的溶解度变小,使氧含量逐渐降低,至夏季达极小值。表层水温的升高,还使温跃层逐渐加强,阻碍氧的扩散。故在每年 5~8 月间,在南黄海温跃层之下出现氧含量的极大值,饱和度可达 120%。底层水由于有机物的分解,从春季开始,氧含量逐月降低,至 11 月达极小值。就氧含量的年平均值(12 个月的平均值)及其变化幅度而言,南黄海都以近岸为高,随离岸距离的增加而降低。就垂直分布而言,氧含量在深约 20m 处有一极大值,而表层和底层的平均氧含量都比较低。南黄海属浅海,其氧含量因受气候和陆地的影响比较大,所以一年之中不停地变化。

### 三、海洋生物最基础的营养来源——海水中的营养物质

海洋生物在生命活动的过程中,一方面不断地从外界海水中直接地或者间接地摄取各种化学元素,组成自己的机体,另一方面又不断地向海水中释放出自身的代谢产物。当生物死亡之后,其所含的物质经过腐败分解,又重新回到周围的海洋环境中去。如此周而复始地进行着。所以,海洋生物的生命活动与外界海水的化学组成是息息相关的。



构成生物物质的化学元素,通常可分为两类:一类是存在于有机物质之中,如 H、Na、K、Mg、Ca、C、Si、N、P、O、S、Cl 等元素,其量较大,并形成生物体的结构;另一类是存在于催化生物化学过程的物质之中,如 Cu、Zn、B、V、As、Mn、F、Br、Fe、Co、Al、Ti、Ra 等元素,虽然它们有时仅以痕量而存在,但其作用是不可忽略的。

如果按照元素在生命活动过程中的作用来划分的话,也可以分成这样三类:一是生命过程中所必需的元素;二是对于生命可能需要的元素;三是对于生命活动可能不需要的元素。现将这三类元素列于表 6。

表 6 化学元素在生命活动过程中的作用

生命过程所必需的元素
H, B, C, N, O, F, Na, Mg, Si, P, S, Cl, K, Ca, V, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Br, I 等
对生命可能需要的元素
Al, Ti, As, Sn, Pb, Ge, Se 等
对生命可能不需要的元素
He, Li, Be, Ne, Ar, Sc, Cr, Ga, Kr, Rb, Sr, Y, Zr, Nb, Tc, Rn, Pd, Ag, Cd, In, Sb, Te, Xe, Cs, Ba, La, 稀土, Hf, Ta, W, Re, Os, Ir, Pt, Au, Hg, Tl, Bi, Po, At, Rn, Fr, Ac, Th, Pa, U 等

在海洋中,除了氧和碳同生物生命息息相关外,还有氮、磷和硅等元素。海水中无机氮、磷是组成生物细胞原生质的重要元素,并为其物质代谢的能源,而硅则是硅藻等海洋浮游植物的骨架和介壳主要组成部分。因此,在海洋学上,把氮、磷和硅连同碳、氧、硫等元素称为“生源要素”。此外,海水中 Fe、Mn、Cu 和 Mo 等元素对海洋植物的生长起着促进作用,但因它们在海水中含量很少,故称为微量营养元素。

海洋中营养元素一方面自大陆径流输入,另一方面 N、P、Si 等营养元素与海洋动植物之间存在着食物链的关系:浮游植物吸收营养元素后又被动植物所吞食,几经周转后由生物的排泄物或尸骸的氧化分解重新释放出来,而获得补充。由于这些元素参与生物生命活动的整个过程,它们的存在形态与分布受到生物的制约,同时受到化学、地质和水文因素的影响,所以,它们在海洋中含量和分布并不均匀也不恒定,有着明显的季节性和区域性变化。研究它们的存在形态与分布变化规律,对研究海洋生物的生态和开发海洋生物水产资源是很有现实意义的。

实验证明:当有些元素缺乏到一定程度时,植物的光合作用就会受到限制。例如,新月菱形藻及肋骨条藻,在 N、P 等元素贫乏的培养液增加 N、P 的含量,可以加速这些藻类的光合作用。所以,在海水中这些元素就成了决定植物生长的重要因素。

可是海洋植物所能利用的 N、P、Si 等三元素,也并非是一切形式,而只是其中一部分的无机化合物,而且是可溶性的物质。在天然水中,通常所见到的 N、P、Si 的无机化合物,同时又是可溶性的,主要是指一些盐类,如硝酸盐、磷酸盐、

硅酸盐等。

海洋动物, 大自鲸类, 小至浮游动物, 其营养来源也都是从海洋植物中摄取的。而海洋植物所需的养分, 又依赖于溶解在海水中的各种营养盐。故海洋生产力是与这类营养盐的存在密切相联系的, 它们是海洋生产力的基础。

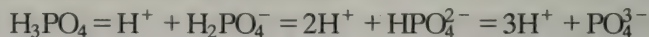
在这里我们主要阐述作为营养物质的磷、氮、硅。

### (一) 海水中的溶解磷酸盐

磷酸盐是海洋生物所必需的营养盐之一。对于脊椎动物, 磷(磷酸钙)是构成其骨骼的主要成分。因此, 海水中磷酸盐是海洋动植物生产量的控制因素之一。

磷在海水中所包括的种类, 有磷的有机化合物与无机化合物两大类。在这两大类中有呈溶解性的磷和颗粒状的磷。对海洋植物来说, 呈溶解状态的磷酸盐显得更为重要。它在海水中所存在的形式, 主要是  $\text{HPO}_4^{2-}$  离子, 并不是以  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  或  $\text{PO}_4^{3-}$  离子为主要形式而存在。其次, 较小一部分是  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ , 更少的是  $\text{PO}_4^{3-}$ 。

海水中无机磷酸盐, 存在以下的平衡:



大洋海水 pH = 8.0 时, 海水中主要以  $\text{HPO}_4^{2-}$  离子形态存在, 约占 87%, 而  $\text{PO}_4^{3-}$  离子占 12%,  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  离子仅占 1%。磷等营养元素在整个海洋中进行着大范围的迁移和循环。大洋海水的表层, 即约在上层 200m 深的海水中(称“光合带”或“透光带”)——其厚度以表面直到每日每平方厘米还能透过 12.6kJ 光能的深处), 而在近岸河口海区, 受大陆径流的影响, 水体的消光系数大, 因此光合带深度仅有几米。

浮游植物通过光合作用吸收海水中的无机磷和溶解有机磷, 据实验指出: 当海水中磷酸盐含量小于  $16 \text{ mg/m}^3$  时, 浮游植物生长就要受到限制。几乎所有浮游植物都为浮游动物所吞食, 其中一部分成为动物组织, 再经代谢作用还原为无机磷释放到海水中, 一部分未被动物消化完全, 有些经植物细胞的磷酸酶的作用而还原为无机磷, 有些则分解为可溶性有机磷, 有些则形成难溶颗粒态磷, 所有这些过程都通过动物的排泄释放到海水中。溶解有机磷和颗粒磷再经细菌吸收代谢而还原为无机磷。但也有一部分磷在生物尸体沉降过程中, 没有完全得到再生, 而随同生物残骸沉积于海底, 在沉积层中经细菌的作用, 逐步得到再生而成为无机磷。如中等深度海区的海底, 一些贝壳含有 0.3% 的磷。在太平洋海底沉积物的表层, 平均每年每平方米约聚积  $0.5 \sim 4.0 \text{ mg}$  磷。在东海沉积物——海水界面附近可以反应的活性固体磷浓度  $41.2 \sim 171.7 \text{ mg/g}$  (总磷)。这些在沉积层中和底层水中的无机磷又会由于上升流, 涡动混合和垂直对流等水体运动被输送到表层海水, 再次参加光合作用。据估计上升流每年可向表层水供应  $46 \times 10^{12} \text{ g/年}$  的  $\text{PO}_4^{3-}$  离子。海水中的磷由于沉积作用而损失的量, 可从河水流入的磷得到补充, 大陆径流每年为



海洋增添的溶解态磷约为  $2.2 \times 10^{12} \text{g/年}$ , 颗粒态磷为  $12 \times 10^{12} \text{g/年}$ 。因此, 海洋中的磷存在着一个复杂的循环体系。

海洋中营养盐无论是水平方向上或是垂直方向上的分布都受到复杂过程的控制。它们的储量分布决定于: ①海洋生物活动的规律, 因此, 营养盐的分布有着明显的季节变化; ②海洋水文状况, 如大洋水环流的方式, 水系混合和海水垂直交换等; ③营养元素在生物体内存在形态和氧化再生的速率, 以及沉积作用等物理化学过程。因此, 营养盐在大洋的分布和其他海水化学要素, 如  $\text{O}_2$ 、 $\text{CO}_2$  和 pH 等, 有一定的关系, 其含量的一般分布规律是: ①随着纬度的增加而增加; ②随着深度的增加而增加; ③在太平洋、印度洋的含量大于大西洋的含量; ④近岸浅海海域的含量一般比大洋水的含量高。

### 1. 海水中无机磷酸盐的空间分布

(1) 海洋中磷酸盐的水平分布 大洋表层海水中无机磷酸盐的浓度是在不断变化的。但许多地区最大浓度变化范围都不超过  $0.5 \sim 1.0 \mu\text{mol/dm}^3$  (以  $\text{PO}_4 - \text{P}$  表示, 以下同)。在热带海洋表层水中, 生物生产力大, 因而这里磷的浓度最低, 通常在  $0.1 \sim 0.2 \mu\text{mol/dm}^3$ 。在北太平洋和印度洋的表层水磷的含量有差异, 而在深水中的地区差异更大。这与大洋水环流方式密切相关, 现以大西洋、印度洋和太平洋 2 000m 深处磷酸盐的水平分布加以说明:

就一般而言, 自大西洋往南, 经非洲的周围、印度洋的东部直至太平洋的北部, 深海中磷酸盐的浓度沿此路线平稳地增加。这意味着: 发生在海洋内部的一些过程, 给营养元素的垂直分布附加了一个水平的分量, 此分量使这些元素富集于太平洋的深层水中。但是, 这些元素的富集作用, 对生物的组织组分(Si 和 Ca)和组织组分(P 和 N)来说是不同的。太平洋深层水中磷酸盐和硝酸盐的富集仅为太平洋深层的两倍, 而硅的富集却是 5 倍, 其原因是:

1) P 和 N 是生物迫切需要的元素, 容易再循环, 在表层水要经过多次被生物利用后才有机会以颗粒形式下沉到深海再溶解。而 Si 则不然, 它比 P、N 更快地从表层沉降到深层。因此, 在深层水海流的方向上, P 和 N 的富集程度低于 Si。

2) 由  $\text{SiO}_2$  构成的硬壳组织比 N、P 构成的有机组织沉降到更深的海水中才被破坏而溶解。因此, Si 返回到表层海水的机会较小。

磷酸盐含量之所以由大西洋深层水向北太平洋深层水方向富集是由于这些大洋深海的环流方向为低温、高盐和营养元素含量低的大西洋表层水在大西洋北端的挪威海沉降, 成为大西洋深层水, 越过格陵兰至英国诸岛的海脊往南流。在这期间, 含磷颗粒从表层沉降到深海的过程中不断被氧化腐解而释放出营养盐, 这些被再生的营养盐和未被腐解的颗粒物随着深层水流向太平洋方向迁移, 一直到北太平洋深处, 这个富集过程不断继续下去, 使深层水中  $\text{PO}_4 - \text{P}$  的含量从大西洋深层的  $1.2 \mu\text{mol/dm}^3$ , 逐渐地提高到北太平洋深层的  $3 \mu\text{mol/dm}^3$ 。由此可见, 其所以

形成这种差别,是由于大洋环流和生物循环相互作用的结果。

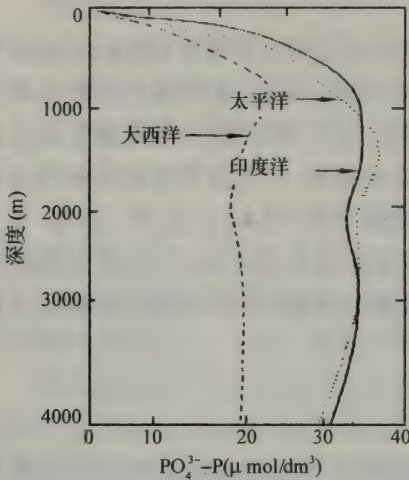


图 17 世界大洋水中溶解磷酸盐的垂直分布

(2) 磷酸盐在海洋中的垂直分布 图 17 表示了三大洋水中磷酸盐的垂直分布情况,它近似地反映出三大洋水中磷酸盐含量分布变化的一般规律:即在大洋的表层,由于生物活动吸收磷酸盐,使磷的含量很低,甚至降到零值。在 500~800m 深水层内,含磷颗粒在重力的作用下下沉或被动物一起带到深海,由于细菌的分解氧化,不断地把磷酸盐释放回海水,从而使磷的含量随深度而迅速增加,一直达到最大值。最大值处的深度,表明有机物基本上分解完全,在这水层下(一般大于 1 000m 水深),磷几乎都以溶解的磷酸盐的形式存在。由于垂直涡动扩散,使不同来源水层的磷酸盐浓度趋于均

等。磷酸盐的含量通常变化很小,或者说它的浓度随深度的增加变化很小。

## 2. 海水中磷酸盐的季节变化

从上述的分布来看,不同生物循环与海水运动的大洋水中,磷酸盐的含量分布有着很大的差异。除此之外,海水中磷的含量还由于生物活动规律及其他因素影响而存在着季节的变化。尤其是在温带(中纬度)海区的表层水和近岸浅海中,磷酸盐的含量分布具有明显规律性的季节变化。

夏季,表层海水由于光合作用强烈、生物活动旺盛,摄取磷的量多。如果从深层水来的磷补给不足,就致使表层水磷的含量降低,以致减为零值。在冬季由于生物死亡、尸骸和排泄物腐解,磷重新释放返回海水中,同时由于冬季海水对流混合剧烈,使底部的磷酸盐补充到表层,以致使其含量达全年最高值。

英吉利海峡一个站位磷酸盐季节变化的多年按月观测结果是:最高值在冬季,磷含量在  $21.5 \sim 100 \text{ mg/m}^3$  之间变化,最低值在某些年份可低到  $0.5 \text{ mg/m}^3$ 。我们以胶州湾磷的季节变化(图 18)就可直观地看出其变动的情况。但是,从图 18 中看到:在 8 月份,胶州湾的磷含量却反而突然增加,这是由于降雨使大陆排水突增,大陆水从陆地带了大量磷,因而使 8 月份磷含量又有所增加。尤其是近几年来,有些地区由于大量地开采矿藏、工业排废和生活用水等人为原因致使沿岸和内陆海湾营养盐浓度激增而造成过剩,造成富营养化引起浮游生物的过度繁殖,即所谓“赤潮”,使渔业受害。例如 1998 年 3~4 月间香港海域发生的大面积赤潮,损失达数亿港元。



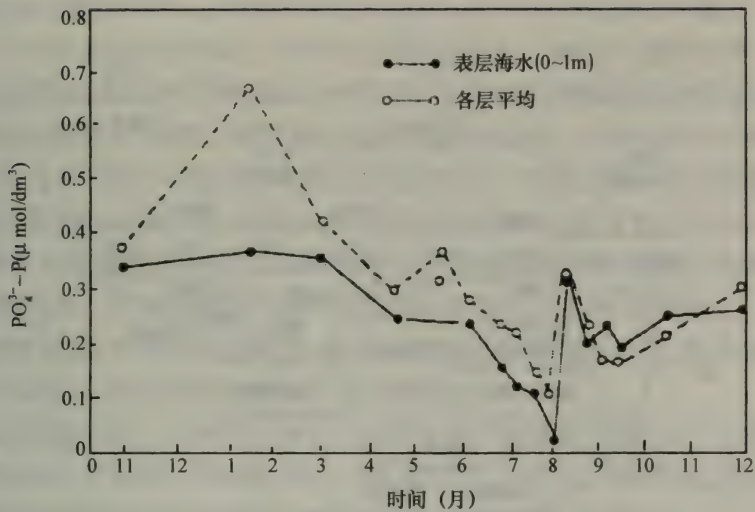


图 18 胶州湾某站海水磷酸盐的季节变化

## (二) 海水中的溶解无机氮

海水中无机氮化合物是海洋植物最重要的营养物质。海水中氮气几乎处于饱和状态,但氮气不能被绝大多数的植物所利用,它只有转化为氮的化合物后,才能被植物利用。海洋中某些蓝藻类、细菌及酵母都有固氮作用,据报道大洋中生物固氮每年约  $30 \times 10^{12} \sim 130 \times 10^{12} \text{g}$ ,某些海域就是由于固氮蓝藻等大量繁殖而导致富营养化,甚至发生“赤潮”现象。氮气在大气中被雷电或宇宙射线所电离,使降雨中含有氮的化合物,据报道每年由大气降雨为海洋输送  $15 \times 10^{12} \sim 83 \times 10^{12} \text{g}$  氮。同时,河流的径流每年向海洋输送  $13 \times 10^{12} \sim 35 \times 10^{12} \text{g}$  氮。

氮化合物在海水中存在形态较多,主要有  $\text{NH}_4^+$  ( $\text{NH}_3$ )、 $\text{NO}_2^-$ 、 $\text{NO}_3^-$  三种无机化合氮,有机氮化合物和不溶于海水的颗粒氮。其中有机氮主要为蛋白质、氨基酸、脲和甲胺等一系列含氮有机化合物。这些氮化合物处在不断的相互转化和循环之中。

### 1. 海水中氮的循环

海洋中氮的相互转化和循环如图 19 所示。这些转化和循环过程,受到了化学的、物理的和生物的各种因素的影响。

当海洋中浮游植物或动物组织被海洋动物所消化和排泄时,溶解氮与颗粒氮经过化学和细菌等作用分解成氮。 $\text{NH}_3$  是水生动物的代谢产物,尤其是浮游动物的排泄物中  $\text{NH}_3$  含量很高。但是, $\text{NH}_3$  浓度过高对鱼贝类生长有抑制毒害作用,严重时可引起鱼类和无脊椎动物中毒致死,这是因为非电离氨( $\text{NH}_3$ )不带电荷,脂

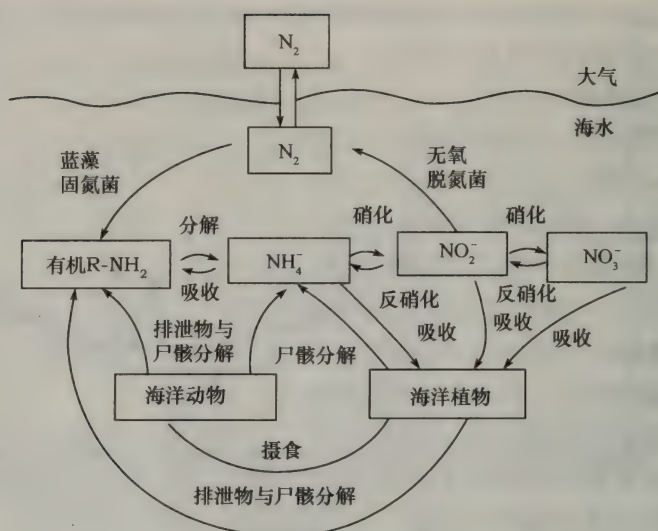
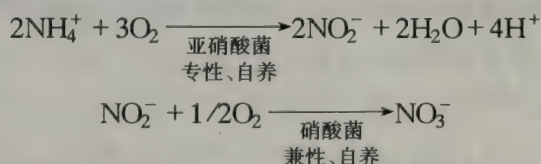


图 19 海水中氮的循环示意

溶性较高,容易透过细胞膜。 $\text{NH}_4^+$  的毒性取决于 pH,并直接与非电离态  $\text{NH}_3$  的浓度有正相关。 $\text{NH}_4^+$  对鱼类和无脊椎动物的毒性为  $\text{NH}_3$  毒性的 1/50。正因为  $\text{NH}_3$  是海洋生物有机体腐解或代谢的产物,也是养殖区的污染物之一,所以在人工育苗过程中应注意它的积累。据报道,在非电离态  $\text{NH}_3$  的含量在  $0.12\text{mg}/\text{dm}^3$  以上的水体中,鳎的生长率明显下降,在  $0.5\text{mg}/\text{dm}^3 \text{NH}_3\text{-N}$  以上则生长完全受抑制。

近几年来,有许多文献对  $\text{NH}_3$  的毒性和病毒机制方面进行深入的探讨,研究了水产养殖水体中含氮化合物的来源,化学转化过程及对养殖生物的毒性和致死毒性的生理学机制,提出了控制和降低氮化合物毒性的方法。

$\text{NH}_4^+$  ( $\text{NH}_3$ ) 在海水中氧化生成  $\text{NO}_2^-$  和  $\text{NO}_3^-$  的反应,是在亚硝酸菌和硝酸菌作用下完成的。即:



在  $\text{NH}_4^+$  ( $\text{NH}_3$ ) 氧化为  $\text{NO}_2^-$  的过程中,光化学氧化作用、化学氧化作用和微生物氧化作用起着重要的作用。由于紫外线很快被海水吸收,故光化学氧化作用仅能在海水近表层进行,近表层以下的光化学氧化作用不明显。化学氧化作用亦在海表层进行,微生物的氧化作用可由自养菌或异养菌来进行,它们从溶解的  $\text{CO}_2$  中获得 C,并以  $\text{NH}_4^+$  氧化为  $\text{NO}_2^-$  的过程中获得其所需的能量。



有机氮分解为  $\text{NH}_4^+$ , 并进而氧化为  $\text{NO}_2^-$  和  $\text{NO}_3^-$  的过程, 约需 3 个月时间。但是, 由于有机质的性质不同, 影响反应速率的因素, 如温度、催化剂等不同, 有机氮的分解速率也不同, 在有机氮的分解过程中, 微生物及酶的催化作用是极为重要的, 不同的分解过程, 有其不同的微生物及酶参与作用。经研究证明, 有机氮转化为  $\text{NH}_4^+$  的过程, 属于一级反应。综上所述, 光化学氧化、化学氧化和微生物的作用, 尤其是海洋细菌的作用, 在海洋中氮的转化和循环中起着重要的作用。

在海洋的真光层下面, 由于动物的呼吸、有机物质的氧化腐解, 使海水中氧被消耗, 以致耗竭。但水团的循环通常可以保证深层水中氧的补充输入。然而, 在一些特殊的海区, 由于循环受到限制, 氧的消耗速度超过氧的补充, 因而成为缺氧海区, 如在我国的一些封闭海湾的某些区域即是这样。

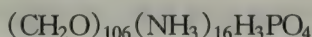
在缺氧的水域中, 生物的生命活动转而依赖于硫酸根, 缺氧水与含氧水的化学性质极为不同, 而生活在无氧水中的生物, 在它们的许多主要代谢过程中, 硫酸根离子代替了通常氧所起的作用。缺氧环境有三种重要的化学特征:

(1) 随着氧的消失, 同时发生脱氮作用和  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NO}_2^-$  的消失。

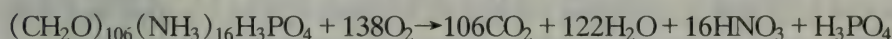
(2)  $\text{SO}_4^{2-}$  离子的还原而产生  $\text{H}_2\text{S}$ 。

(3) 氧化还原电位降低, 以致有机物的分解速度减慢。

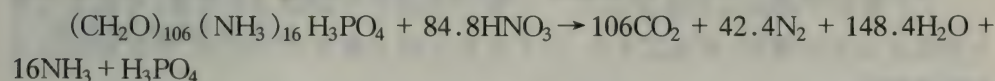
Richards 提出了有机物的示量式为



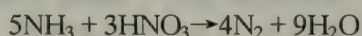
那么, 在正常情况下, 海水中有有机物被氧化的反应按如下方程式进行:



当海水中溶解氧逐渐被有机物的氧化所耗竭时, 嫌气微生物的繁殖, 使体系的还原物质(有机物)转而还原消耗  $\text{NO}_3^-$ , 整个脱氮过程可用如下方程式表示:

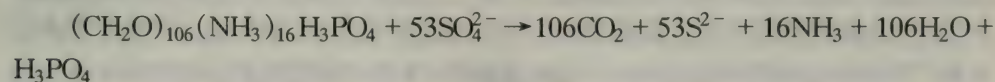


$\text{NO}_2^-$  是中间产物, 它能积累到相当浓度。在深层缺氧水中,  $\text{N}_2$  的浓度可能超过平衡溶解度。 $\text{NO}_2^-$  可以进一步脱氮成为  $\text{N}_2\text{O}$  和  $\text{N}_2$ 。此外,  $\text{NH}_3$  也会被氧化:



缺氧水体中的脱氧作用, 对海洋植物是不利的, 据报道海洋每年约在  $99 \times 10^{12} \sim 210 \times 10^{12}\text{g}$  的无机氮化合物被脱氮作用消耗掉。

当海水中氧的含量降低到  $0.11\text{cm}^3/\text{dm}^3$  以下, 而且所有  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NO}_2^-$  又被耗尽之后, 细菌调节的硫酸盐还原过程就可发生, 这时水域中产生硫化物, 其反应如下:



结果产生  $\text{H}_2\text{S}$  和  $\text{NH}_3$ ;  $\text{H}_2\text{S}$  和  $\text{NH}_3$  浓度之间存在着明显的正相关, 已在实际

中观测到,如在东海沉积物间隙中就得到了这样的结果。在缺氧的情况下,硫化物主要来自  $\text{SO}_4^{2-}$  的还原而不是有机物分解的硫。

缺氧海水中,除了发生脱氮作用外,而且氧化还原电位降低,结果使有机物的分解速度减慢,造成有机质可能更多地积累在缺氧区和在它下面的沉积物中。氧化还原电位的降低也影响到金属离子的氧化态,例如在缺氧的条件下,Fe 通常从 +3 价被还原到 +2 价。由于  $\text{S}^{2-}$  的出现,而  $\text{S}^{2-}$  是很强的络合配位体,许多金属盐类可能转化为难溶的硫化物,因此,氮、磷酸盐和硅酸盐等营养盐常常积累在深层或沉积物的缺氧中,其浓度比同一区域的表层水中高得多。

## 2. 海水中无机化合氮的分布

大洋海水中无机氮含量的变化范围一般是:  $\text{NO}_3 - \text{N}$  为  $1 \sim 600 \mu\text{g}/\text{dm}^3$ ,  $\text{NO}_2 - \text{N}$  为  $0.1 \sim 50 \mu\text{g}/\text{dm}^3$ ,  $\text{NH}_4 - \text{N}$  为  $5 \sim 50 \mu\text{g}/\text{dm}^3$ 。在海水中,  $\text{NO}_3 - \text{N}$  含量比  $\text{NO}_2 - \text{N}$ ,  $\text{NH}_4 - \text{N}$  高得多。在大洋深层水中,几乎所有的无机氮都以硝酸盐形式存在,它的分布一般和磷酸盐的分布趋势相似。

(1) 海洋中硝酸盐的水平分布 一般大洋水中硝酸盐的含量随着纬度增加而增加。既使在同一纬度上,各处也会由于生物活动和水文条件不同而有相当大的差异。

在大西洋深层水中,几乎所在无机氮都以硝酸盐形式存在,它的分布一般和磷酸盐的分布趋势相似。其最高含量处在高纬度区约 800m 深度的水层。随着大西洋深层水的向南流动,直到南极,硝酸盐的含量增高两倍以上。其增高速率比磷酸盐还要高,这是由于深层水在南移的过程中,北大西洋深层水中约有  $250 \text{mg}/\text{m}^3$  可溶有机氮缓慢分解所致。

(2) 海洋中硝酸盐的垂直分布 一般大洋海水中硝酸盐的含量,在垂直分布上是随着深度而增加,在深层水中,由于氮化合物不断氧化的结果,积存着相当丰富的硝酸盐。

图 20 表示三大洋硝酸盐的垂直分布情况。从图中可以看出,三大洋硝酸盐的含量为:印度洋 > 太平洋 > 大西洋,其垂直变化情况与磷酸盐非常相似。表层硝酸盐被浮游植物所消耗,其含量很低,甚至低到分析零值。在 500~800m 处含量随深度急速增加,在 500~1 000m 处有一最大值,最大值以下的含量随深度的变化很小。

海水中无机化合氮( $\text{NH}_4 - \text{N}$ 、 $\text{NO}_2 - \text{N}$ 、 $\text{NO}_3 - \text{N}$ )和磷酸盐一样,与生物活动息息相关。因此,它在海水中,尤其是在北温带或河口区,其含量分布有着明显的季节变化,当生物生长繁殖旺盛的暖季,三种无机氮含量下降达到最低值。 $\text{NO}_4 - \text{N}$  含量甚至可以减少至零值,这种倾向在表层水更为明显。而当冬季由于生物尸骸的氧化分解和海水中、下层对流剧烈,使得三种有机氮含量回升达到最高值( $\text{NH}_4 - \text{N}$  和  $\text{NO}_2 - \text{N}$  先于  $\text{NO}_3 - \text{N}$  回升)。



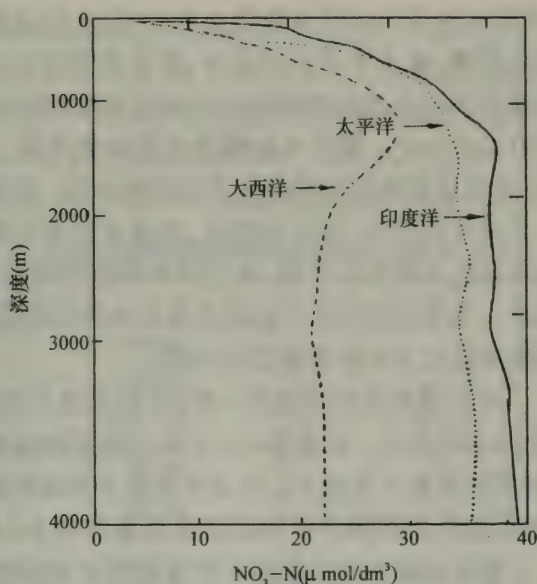


图 20 世界大洋中  $\text{NO}_3\text{-N}$  的垂直分布

### (三) 海水中的硅酸盐

海水中硅酸盐和硝酸盐及磷酸盐一样,亦是生物所必需的营养盐之一。尤其是对于硅藻类浮游植物、放射虫和有孔虫等原生动物以及硅质海绵等海洋生物,硅更是构成其有机体不可缺少的组分。

#### 1. 海水中硅酸盐的分布

硅在海洋中的含量分布规律一般与氮、磷元素相似,海水中硅的浓度受地质和生物两种过程的影响,硅是海水营养物质中浓度变化最大的元素,无论是丰度或是浓度变化幅度都比 N、P 元素来得大。因此,其在海水中的分布规律有它的特别之处。

(1) 水平分布 硅酸盐在海洋中的分布曾为许多学者所研究,在大西洋南部(不包括高纬度区),在水深 1 000m 到海底的水层中硅含量约为  $20\sim 57\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ ,印度洋为  $40\sim 78\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ ,而太平洋北部和东北部约为  $170\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ 。海水中硅的最大浓度在白令海东部与太平洋毗邻的海区,这里底层水所含硅量为  $180\sim 200\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ 。有时甚至高达  $220\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ 。由此看出,深水中硅含量由大陆径流量最大的大西洋朝着太平洋(大陆径流最小的)方向显著增加,其他生源要素(硝酸盐和磷酸盐等)也是为此,这是由世界大洋环境流的方向和生物的循环所决定的。

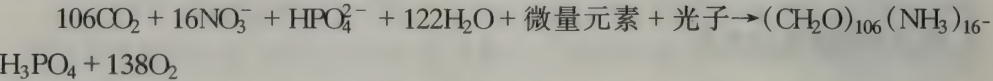
(2) 垂直分布 海水中硅酸盐的垂直分布较为复杂,其与硝酸盐和磷酸盐的

分布有所不同,即大洋水中其分布的主要特点是:中间水层硅的含量没有最大层,而是随深度而逐渐地增加,在太平洋底层水中,硅含量有时竟高达  $270\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ 。特别是南极海洋的冰和深层水都出现很高的磷酸盐和硅酸盐的浓度,在南极辐聚区硅的含量高达  $180\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ 。深层水硅酸盐含量如此之高,不仅与生物体下沉溶解有关,而且与底质表层硅酸盐矿物质的直接溶解有关。但是,海洋中硅的浓度随深度而增加并不总是有规律的,在某些海区,其垂直分布出现最大值;其次,三大洋水中硅的垂直分布也有很大的不同,太平洋和印度洋深层水中含硅量要比大西洋深层水中高得多。太平洋深层水中硅的富集是大西洋深层水的 5 倍。但太平洋深层的硝酸盐和磷酸盐仅为大西洋深层的两倍。

(3) 季节变化 硅同磷酸盐和硝酸盐一样,它的含量分布具有显著的季节变化,反映了生物生命过程的消长。在春季(4~6月),因浮游植物,尤其是硅藻的繁殖旺盛,使海水中硅酸盐含量大为减少。但由于含有大量硅酸盐的河水径流入海,据估计,每年以溶解状态补充到海洋中的硅酸盐总量约为  $3.24 \times 10^8$  吨(以  $\text{SiO}_2$  形式计算)。因此,生物活动减少的硅酸盐不致像磷酸盐和硝酸盐那样,可消耗至零。夏季,由于表层水温升高,硅藻生长受到抑制,硅含量又有一定程度的回升。在冬季生物死亡,其尸体下沉腐解使硅又重新溶解于海水中,因而海水中硅酸盐含量迅速提高。但硅和氮、磷在循环过程中是不同的,氮和磷的再生必须在细菌作用下才能从有机质中释放出来,而硅质残骸主要是靠海水对它的溶解作用。

2. 浮游生物对营养物质的吸收与释放

浮游植物通过光合作用,以一定比例吸收海水中营养物质构成植物细胞原生质,同时放出一定量的氧气,可用总反应式表示如下:



而海洋动物则以吞食浮游植物或其他微体动物的方式来摄取这些营养元素。海洋生物体中这些元素的平均含量及其原子比为  $\text{C}:\text{N}:\text{P} = 106:16:1$ (见表 7)。这个比例与海水中  $\text{N}:\text{P}$  的比值大体相似。

表 7 海洋生物体中碳、氮、磷的相对摩尔比

	C	N	P
浮游动物	103	16.5	1
浮游植物	108	15.5	1
平 均	106	16	1

基于以上的结果提出了生物有机体组成为  $(\text{CH}_2\text{O})_{106}(\text{NH}_3)_{16}\text{H}_3\text{PO}_4$  的实验式,这与有机物的示量式相同,它反映出像这样化学组成的生物体完全氧化(即生物体中 C、N、P 氧化分解为  $\text{CO}_2$ 、 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{PO}_4^{3-}$  最高氧化物)需要消耗 276 个原子氧。



通过研究从表层海水沉降到深层的颗粒碎屑[由有机组织(C、N、P)、碳酸钙(CaCO<sub>3</sub>)和蛋白石(SiO<sub>2</sub>)所组成]中C、N、P、Ca、Si元素的平均含量,并与这些元素在海水中的含量相比较。可以得出:颗粒物质中有机组织(亦叫软组织)的C:N:P=120(其中80个C原子以有机质形成,40个是以CaCO<sub>3</sub>形式存在):15:1。同时,每个P原子有40个Ca原子和50个Si原子相匹配,如表8所示。

表 8 由表层沉降到深海颗粒的平均相对组成(原子比)

		P : N : C : Ca : Si
颗粒碎屑	软组成	1 : 15 : 80 : 0 : 0
	硬组织	0 : 0 : 40 : 40 : 50
	组 成	1 : 15 : 120 : 40 : 50
海 水	深 层	1 : 15 : 800 : 3 200 : 50
	表 层	0 : 0 : 680 : 3 160 : 0

根据以上营养元素的比例关系,可以根据海水中N、P的变化量,计算C的变化量。即可以计算在单位时间、单位体积的水体中生物所合成有机碳的量,即初级生产力。

在实际的海洋调查中,证明了元素这种比例关系的可信赖性,特别是在远离大陆的海域更为明显。N/P的原子比值为15,而且保持非常恒定。硝酸盐/磷酸盐、硅酸盐/硝酸盐和硅酸盐/磷酸盐的比值与生物在吸收或释放这些营养元素之间的比值是相当吻合的。但在封闭海域或表层水中,以及近岸的浅海区,N/P比值并不恒定,无论在空间或是在不同季节上,其变化的幅度比较大。如在黄河口海域的N/P比值(原子比)在5~10之间。又如,我国长江口海区,夏秋间,NO<sub>3</sub>-N被浮游生物耗尽,N/P比值可达零,但在受江北影响严重之处,有时N/P比值竟高达30~40。

总之,海水中合适的营养元素浓度与比值是海洋生物特别是浮游生物生长繁殖的必要条件。某一种营养元素的缺乏,这种元素就可能成为生物的限制因子。流体介质中的生命就依赖于这特定的海洋物理化学环境。

## 第二节 海洋中生物的分布

### 一、浮游动物

#### (一) 浮游动物生态学的定义及其内容

海洋生态学是生态学的组成部分,主要研究海洋生物与海洋环境的相互关系。海洋生物包括动物、植物和微生物三大类。从生态学观点区分,海洋生物依其生活习性分为三大类群:能依靠发达的行動器官在水中自由游泳、捕食者为游泳生物

(nekton); 栖息底层、营固着和爬行生活者为底栖生物(benthos); 缺乏发达的运动器官、只能在海中飘浮者为浮游生物(plankton)。海洋浮游生物又包括浮游植物和浮游动物, 浮游动物生态学是研究浮游动物与其周围海洋环境的相互关系的科学。

由于浮游生物形成一个特殊的生物群落, 在这个群落之中存在着复杂的食物关系, 微小的浮游藻类以光解自养而繁殖, 是海洋中的生产者; 以微小藻类为食的小型动物称为初级消费者; 以小型素食性浮游动物为食的肉食性动物(包括鱼类)称为次级消费者。探索海洋生物之间的摄食关系是浮游生物生态学的一个重要内容, 另外水域生产力的研究、浮游生物的生态规律研究(包括时空分布、数量变动及种间相互关系等)也是浮游动物生态研究的重要内容。各种生物的食性、生长、生殖、发育、代谢是个体生长的范畴。总之, 浮游动物生态学是浮游生物学的一部分, 它是和生物分类学、水产资源学、海洋学、海洋地质学、海洋化学、海洋物理学等学科密切相关的一门学科。

## (二) 研究浮游动物生态学的意义

浮游动物大多个体小、不能自由游动, 但有些个体大而能自由飘浮的水母也属此类。浮游动物体形虽小, 但其繁殖率高、群体密度大, 在海洋中占有重要地位: ①它是鱼类、养殖贝类及其他水生动物的主要食料。因此, 研究浮游动物的生态规律有利于海洋生物资源开发。②有些浮游动物本身就是可利用的水产资源, 如南极磷虾、毛虾和海蜇等。③很多浮游动物, 如水母类、桡足类、毛颚类和被囊类等可作为海流指示种, 同时有些浮游甲壳类动物, 如桡足类、磷虾类、莹虾类等作为指示鱼群的洄游路线和寻找渔场的指示种。④有孔虫的外壳大量沉积在海底, 成为有孔虫泥, 可作为勘探石油资源的一种标志。⑤有些浮游动物, 如管水母类、磷虾类等密集成群, 形成声散层, 可以阻碍或干扰声波在水中的传播, 这在声速研究上和国防建设上具有重要意义。⑥放射虫、有孔虫及翼足类的外壳大量沉积在海底, 成为海洋底质的组成部分, 其对研究海洋地质和古代海洋环境有一定的指导意义; 从上述浮游生物的重要性上可看出浮游动物的生态研究不仅在理论上还是在实践上都是十分重要的, 因此浮游动物生态学的研究越来越受到人们的重视。

目前, 海洋生态系统的研究范围日益扩大, 已遍及世界各海区, 其研究内容也日益丰富起来, 而最主要的是围绕食物关系、次级生产力与渔获量的关系、能量流动和物质流动等四个方面展开的研究。

## (三) 国内外浮游动物生态研究现状

目前这类大多微小、种类繁多、分布很广的浮游生物生态研究仍以平面分布、



垂直分布和季节分布为主(称为三大分布)即浮游生物的时空分布规律。对平面来说,海流是影响分布的主要因子。因此据浮游生物(主要是一些狭温性和狭盐性种类)的平面分布可以在一定程度上探索海流的来龙去脉。近年来,有关海流指示种的研究日益增多。对水文工作者研究海流的流向有一定的帮助。与平面分布有关的斑块分布(patchiness)现象也开始受到重视。这在磷虾研究中尤为突出,并对发生这一现象的原因和机制作了探讨。

对垂直分布来讲,除海流外,光照、温度、食料等环境因子也在不同程度上影响各个水层的种类组成和分布。更重要的是,浮游动物的昼夜垂直移动对垂直分布的影响很大。近年来大量研究表明光度的昼夜变化是影响垂直移动的主要因子。但其他因子,特别是内界因子(如代谢、生殖)也不容忽视。最近对栖息在表层(约0~10cm深度)的飘浮生物也发生了较大兴趣。现已发展成为一门独立的学科,称为《飘浮生物学》(Neustonology)。此外,对浮游动物形成的声散射层的垂直分布和昼夜垂直移动也作了不少研究。

对季节分布来讲,温度的季节变化显然是影响季节分布(包括种类演替、数量变动等)的主要因子。此外,光度、营养盐对浮游动物的生长、繁殖也是十分重要的。据高峰在一年中出现的次数,可把世界海洋大致分为双周期海(一年中出现春秋两个高峰)、单周期海(一年中出现夏季一个高峰)和无周期海(一年中没有明显的高峰出现)。由于各种生物的繁殖季节和对环境要求不同,因此各个季节出现的种类也不相同。这就是种类季节演替现象,而探讨演替的原因是值得研究的理论问题。

除上述三大分布外,个体生态(研究各种环境因子对代谢、生长、生殖、发育的影响)是当前浮游生态研究(特别是实验生态)的一个热门领域。其中,以营养和代谢(尤其是呼吸)研究最多。前者已迅速发展成为营养生态学(nutritional ecology)。在这方面研究各种感受器(包括光、化学和机械)在肉食性浮游动物摄食机制中的作用是值得注意的新动向,也是感觉生态学(sensory ecology)的一个新内容。

近来海洋浮游生物的种群生态(如研究桡足类的种群结构、数量变动等)和群落生态(如研究近海浮游生物群落的种类组成、分布、划分等)也陆续发展起来了。在这方面群落的种间相互关系——摄食和非摄食关系,特别是后者受到较大重视。通过培养实验发现某些浮游生物,尤其是某些甲藻,能分泌抗生素或外代谢产物(ectometabolite)来抑制其他一些浮游生物的生长、发育和繁殖是种间相互关系的一例。为群落生态学研究开辟了新路子。

浮游生物与渔业的关系是当前应用生态学的一个重要课题。一方面,研究浮游生物作为养殖贝、虾、鱼类(尤其是幼体)的饵料问题;另一方面研究浮游生物作为捕捞中上层经济鱼类的指示种问题。Hardy曾根据飞马哲水蚤(*Calanus finmarchicus*)的数量分布来探索鲱鱼的洄游路线是科学捕鱼的很好例子。另外水产工作者在寻找新的水产资源方面作了大量调查工作,发现不少浮游动物可作为人

类食料,最突出的是南极海超型磷虾(*Euphausia superba*)资源丰富,人们称之为蛋白质仓库。

#### (四) 浮游动物生态学发展趋向

浮游动物生态学的发展趋向如下:

(1) 可以说是由近海向远洋发展。

(2) 从个体生态向群体生态发展。在海洋生态学发展的初期,个体生态是当时研究的主流。今后这方面研究将继续下去,但群体生态研究将会有更大发展。这是陆地生态和水域生态发展的共同趋势。

(3) 从自然生态向实验生态发展。从自然界观察到实验操作是生物学科发展的普遍趋势。过去的生态主要是时空分布,主要是海洋生态研究占主流。但随着新技术的应用,实验生态有代替自然生态成为海洋生态学研究主流的趋势。随着实验生态发展,数学应用也越来越多。因此,另一门分支学科——数学生态学诞生了。从而,自然生态、实验生态、数学生态的综合研究为全面掌握生态系统结构与功能打下基础。

(4) 从理论向应用方面发展。在研究三大分布和各种生物的食性、生长、生殖、发育和代谢等问题的同时,结合养殖和捕捞是水产工作者的又一大任务。应用研究与理论研究的相互结合才能使海洋生态学获得更快发展。

(5) 多学科综合方向发展。近年来,生态学一方面与生物学科结合(如生理生态、生化生态等),另一方面又与数理化三门学科结合(化学生态、物理生态、数学生态)。这些杂交学科的诞生标志着生态学向综合方向发展。海洋生态学和海洋学的结合是最明显的,其次与水产学结合也是理论向应用方向发展的必然结果。

## 二、浮游动物概论

浮游动物是一个大而复杂的群体,它包括原生动动物、腔肠动物、轮虫、甲壳动物(主要是枝角类、桡足类)、软体动物的腹足类、毛颚动物、被囊动物、浮游幼虫及浮游卵等。因篇幅有限,仅就上述种类作一简要概述,其具体种的形态结构特征等请参考有关书籍。

原生动物是单细胞动物,它们在淡水浮游生物中占有相当重要的位置。轮虫是多细胞动物,体形虽小,但机制已相当复杂,有相当大的假体腔,它们在动物界的位置很接近扁虫和圆虫。

枝角类属于节肢动物门甲壳纲鳃足亚纲,身体比原生动物略大,肉眼已能看到,体形左右侧扁,被两片透明的介壳所包裹,头部有显著的复眼一个。池塘内往往分布有大量的枝角类,使池面变成红色。因此浙江一带渔民称之为“红虫”,它是



淡水浮游动物的主要种类。

桡足类隶于节肢动物门甲壳纲,其身体纵长,体节分明,头胸部比腹部宽阔,肢体有触角两对,胸肢五对,都着生在头胸部。靠近头顶有一中眼。腹部除了最后一节具有尾叉外,没有附肢。雄和雌的个体的生殖节都在腹部。雌的生殖节旁附有卵囊。在淡水中桡足类虽不多,但个体数量很大,在海洋中为浮游动物的主要类群,是鱼类天然食料的主要组成部分。

此外,产于海洋的常见浮游动物还有水母类、钵水母类、腹足类、毛颚类、被囊类、浮游幼虫和浮游卵等。

就一般而言,浮游动物的体积比底栖的要小,因为体积大容易下沉。轮虫是在多细胞动物中体积最小的动物,超过 1mm 长的种类很少。薄皮蚤(*Leptoaora*)是枝角类中体形最大的一属,比所有淡水桡足类都要大,但它的长度很少有超过 1cm 的。典型的浮游种类体形往往是圆的,圆形是面积最大而体积最小的形体,因此易于浮于水中,不是圆形的种类,其个体往往有长的刺毛或各式各样的附肢。有被甲或介壳的种类,被甲或介壳上往往长出刺,这些都是扩大身体的面积以增加它在水中的浮力。有些种类身体内部还含有油质或气泡,这也都能增加身体在水中的浮力。

大多数浮游动物的种类除了以浮游为主要习性外,都能兼营底栖生活。真正典型的浮游种类就是在成体时代绝对不会沉到水底或者暂时附着在水生植物或其他物体上的,但为数不多。真正浮游的要算桡足类为典型,而贝类幼虫却是暂时性浮游生物。浮游动物的食物,主要的是细菌、浮游植物及不同种的浮游动物。有的种类专以有机质的碎片为食,有的种类专以丝状藻类为食,有的胃口比较大,特别是典型的浮游种类,非常贪食,也有的胃口较小。

浮游动物的繁殖力很强。生殖方式有无性生殖和有性生殖两种。原生动物的无性生殖主要是分裂,即一个单细胞分裂成同样的两个。原生动物个体虽无雌雄的区别,但像真纤毛虫的接合生殖,两个个体暂时胶合在一起,交换细胞核核质,等于相互受精。而且像钟形虫能长出一小的个体脱离母体,自由游泳,找它同种的大而固着的个体进行接合,更似高等动物的有性生殖。

轮虫和枝角类通常所看到的都是雌的个体。雌体在环境适宜的时候可持续不断地进行孤雌生殖。等到将近严寒,水涸或者水质恶化的时候,雄的个体才出现,才和雄的个体交配。已经受精的卵就成为休眠卵,以度过不良的环境。等到环境转好,休眠卵即发育孵化而为雌体。枝角类的雄体与雌体很相似,没有大的区别。轮虫的雄体,一般和雌体完全不同,体形远小得多。蛭态类轮虫雄体从未发现过。当然只能以孤雌繁殖它的种类。

桡足类都进行有性生殖以繁殖它的后代。因此,雄体和雌体一样经常可以遇见。所有桡足类的生命史是很复杂的,需经变态过程。受精卵经过发育孵化后,所产生的幼体与成虫完全不同,称为无节幼体。从早期的无节幼体发育到成虫,常要

经过多代不同的幼体期。枝角类中的薄皮蚤也有生活史的变态,但它的变态远不及桡足类那样的复杂。

### 三、浮游动物的分布及其与环境的关系

#### (一) 平面分布及其与温盐、海流的关系

浮游生物的平面分布(地理分布)和其他生物一样也有广狭之分,分布广的种类具有较强的适应能力,能适应不同温度(广温性)或不同盐度(广盐性)。分布狭的种类具有较弱的适应力,只能适应一定范围的温度(狭温性)或一定范围的盐度(狭盐性)。由于缺乏发达的行动器官,浮游生物只能随波逐流地飘浮着。因此它的平面分布是被动的,是和水流分不开的。这是浮游生物和游泳生物在生态上的显著区别。由于外界和内界因素的影响,浮游生物的平面分布是很不均匀的,所以采集它们的面须尽量扩大,否则是很不妥当的。

##### 1. 温度和平面分布的关系

温度是影响浮游生物平面分布的一个重要因素。广温性种(eurythermic species)能够生活在不同温度的水体里。因此分布较广。反之狭温性种只能生活在一定温度范围的水体里。因此分布较狭。由于所栖水体的温度不同。海洋浮游生物可分为下列诸类:

(1) 寒带浮游生物 栖息在温度很低(小于 $0\sim 5^{\circ}\text{C}$ )的海洋中。这区又可分为两类:

北极区浮游生物 分布在北冰洋中,主要代表,如腰鞭毛虫的北极角虫(*Ceratium arcticum*)、钵水母类的北极霞水母(*Cyanea arcticum*)等。

南极区浮游生物 分布在南极海区,主要代表,如桡足类的巨鼻锚蛰水蚤(*Rhincalanus gagas*)、磷虾类的大磷虾(*Euphausia superba*)等。

(2) 温带浮游生物 分布在温度较高( $5\sim 25^{\circ}\text{C}$ )的海区。在这区又可分为两类:

冷温带 生活在这海区的浮游生物,据报道,桡足类有 *Calanus plumchus*、*Calanus cristatus* 和 *Eucalanus bungii*。

暖温带 浮游动物的绝大多数种类是生活于这一海区。在我国渤海和黄河的浮游动物中,主要有强壮箭虫、中华哲水蚤、太平洋磷虾等。

(3) 热带浮游动物 分布在温度很高( $25^{\circ}\text{C}$ 以上)的热带海区。主要代表,如银币水母、波水蚤(*Undinula*)、强壮箭虫等。

在热带和温带之间,还有亚热带的中间地带,在这个地带的浮游生物种类组成很不明确,大多是海流带进来的外地种类。因此,它的区系面貌不如其他海区那样



清楚。

## 2. 盐度和平面分布的关系

各个海洋的盐度不同,而即使在同一个海洋中,其盐度也不完全相同。远洋区的盐度较高,沿海区的盐度较低。根据盐度不同,将海洋浮游生物分为狭盐性的远洋浮游生物和广盐性的沿海浮游生物。此外,分布于低盐河口中的河口浮游生物。一般,狭盐性的种类不能在盐度变化较大环境中生存,所以盐度也是影响海洋浮游生物平面分布的一个因素。

## 3. 海流和平面分布的关系

海流是影响浮游动物分布最重要的直接因素,在水文性质不同的海流或水团浮游生物的种类和数量的分布也不一样。所以我们可以利用某些浮游动物在不同水团或海流分布的特性来阐明海流或水团的动态,特别是比较复杂的交汇水域,一般用盐度无法完全判断的海流及水团时,用生物指示种的分布可有助于了解海流及水团移动和水文性质。如我国东海的敏纳圆幅虫(*Globorotalia menardii*)可作为黑潮暖流的指示种。僧帽水母就是一个著名的暖流指示种。但不是所有的水团或海流都有适合的指示种,有时还需综合分析来鉴别水流。因此在确定指示种时必须注意:①所选的种或变种必须能正确鉴定,它的生活史上各个发育阶段和产卵时间,各发育阶段的长短等都必须搞清楚。②要选用对环境因素反应较敏感的种类,一般选用狭温、狭盐的种类。③必须弄清楚,某一种生物进入扩散区较深或较浅的水层以后,它们在生态上的变化幅度如何。④要严格区分外来种和土生种。⑤在不同水文性质的水团或海流栖息着固有的浮游生物群落,可从其中选择一些较突出的独特种类作为指示种。

## (二) 浮游动物的垂直分布

浮游生物的种类随深度而异,居于上层(0~200m)称为上层浮游生物(epi-plankton),居于中层(200~1 000m)称为中层浮游生物(mesoplankton),居于下层(1 000m 以下)的称为下层浮游生物(hypoplankton)。各个水层的浮游生物不是固定不动而是常常变化的。影响这种变化的因素很多,如环境和水流等,所以,浮游生物的垂直分布是一个动态的,并且是和环境密切联系着的。

### 1. 各类浮游动物的垂直分布

(1) 原生动物 一般浮游原生动物都分布在上层。如浮游有孔虫类,但有些放射虫类可栖息在深海中。

(2) 腔肠动物 水母类的垂直分布,常受食料、风浪、水温、光线等的影响。一

般水母属于上层浮游动物,如僧帽水母。但有些钵水母类属于深海浮游动物。

(3) 多毛类 一般浮游多毛类属于上层浮游动物。

(4) 甲壳动物 一般浮游甲壳动物属于上、中层浮游动物,仅少数种类,如光水蚤(*Lucicutia*)等居于深海。

(5) 腹足动物 一般浮游腹足动物,如异足类和翼足类属于上层浮游动物。

(6) 毛颚动物 毛颚动物主要分布在 100m 以上水层,少数匿居于深海。

(7) 被囊动物 有尾类和海樽类大都分布 200m 以上水层,仅有某些纽鳃樽分布于较深水层。

(8) 其他浮游动物 浮游轮虫都分布在上层。浮游纽虫和浮游海参类属于深海浮游动物。

(9) 浮游幼虫 一般浮游幼虫都分布在上层。

## 2. 垂直分布的变化

由于环境条件的改变,浮游生物的垂直分布发生了相应的变化。

(1) 由于地区不同所引起的变化 由于各个地区的环境条件不同,同一种浮游生物在各个地区的垂直分布情况也不一致。

(2) 由于气候改变所引起的变化 气候的改变可引起光度、盐度、海流等的改变,从而影响浮游生物的垂直分布。

(3) 由于季节转换所引起的变化 季节转换意味着环境的改变,尤其是温度和光度的改变,从而影响了浮游生物的垂直分布。

(4) 由于昼夜垂直洄游所引起的变化 很多浮游动物,尤其是甲壳类,有昼夜垂直洄游现象。因此,它们的垂直分布有昼夜变化:白天栖息中层或下层,入晚移居上层。

(5) 由于垂直接流转所引起的变化 在海洋或深湖里,由于大风或水的角度改变或其他原因,常发生垂直接流转,把中层或下层浮游生物带到上层,同时也可把上层浮游生物带入中层或下层。这种垂直接流转在沿海地区较易发生。

(6) 由于食料所引起的变化 有些浮游动物的垂直分布是和食料分不开的,如毛颚类常集中在食料最多的水层里。

(7) 由于生殖所引起的变化 有些浮游动物的垂直分布受了生殖的影响,例如纽鳃樽(*Salpa*)。

(8) 由于发育所引起的变化 一般幼体栖息上层。随着年龄的增加有逐渐下降的趋势。

总的看来,浮游生物的垂直分布,不但随种类和年龄而异,并且受着各种外界环境因素的影响,其中,水流、光度和食料较为重要,而这些因素又能相互影响。所以浮游生物的垂直分布是和环境分不开的。



### 3. 昼夜垂直洄游

昼夜垂直洄游是影响浮游动物垂直分布的一个重要因素。这个“夜晚上升,白天下降”的现象在淡水和海洋浮游动物中都相当普遍。但是,并非每种浮游动物都有昼夜垂直洄游现象,有些种类根本没有这种习性,并且洄游的种类其洄游的距离也有很大差别,可从 0.5m 至 800m,这主要由种类和发育期来决定。一般来讲,深海种和成长期的洄游距离较大。洄游速度也随种而异。此外,各种浮游甲壳类的开始上升和下降时间也不一致,这可能受环境变化的影响。

关于昼夜垂直移动的原因,Russell (1926)、Hardy (1954) 等很多生物学家都认为光度变化起很主要的作用,因昼夜垂直洄游正和光度昼夜变化不谋而合。有的学者认为浮游动物在晚间上升是为了摄食硅藻,同时也是为了保护自己的生命。总之,浮游动物的昼夜垂直洄游是一个相当普遍又相当复杂的生态现象。它的发生是和光度的昼夜变化分不开的,但其他外界环境因素如食料、温度等也能起着直接或间接的影响。例如温度可以改变动物对光度的反应,从而影响垂直洄游。

### (三) 浮游动物的季节分布

各种浮游动物对环境的要求并不一样。某一个季节的环境条件对某些种类比较适宜,而对其他某些种类则不适宜。因此,在每一个季节中出现了一些新的种类,同时也消失一些旧的种类。不但各个季节的种类组成不同,并且各种浮游动物的数量也有季节变化。因此,只有通过种类组成、数量变动和环境因素的综合研究,才能掌握季节变化的规律。

#### 1. 生物学季节

由于气候的季节变化,海洋中水文条件也有季节变化现象,因此,在季节更替中,经常有新的种类出现和旧的种类消失,浮游动物的种类组成和数量也都相应地发生变化。海洋生物这种季节更替现象称为生物学季节。

由于海区所处的纬度不同,各个生物学季节的长短也不相同,在热带海区“生物学夏季”长达 7 个月,而在寒带海只有 1 个月。反之,在寒带海“生物学冬季”长达 9~10 个月,而在热带海则几乎不存在。因此,浮游植物的繁殖季节在热带海很多,而在寒带海很短。

#### 2. 浮游动物生物量的季节变化

由于各海区所处的地理位置不同,生物量的季节变化也呈现不同的类型。例如,我国海区浮游动物生物量的季节变化在渤海、黄海呈双周期型。渤海和北黄海浮游动物的春季高峰出现在 5~6 月,秋季高峰出现在 11~12 月。南黄海浮游动

物生物量的春季高峰出现在6月,秋季高峰不很明显。东海在 $30^{\circ}\text{N}$ 以北水域浮游动物生物量的季节变化基本上呈与北方海区一致的双周期型。在 $30^{\circ}\text{N}$ 以南受黑潮暖流影响的水域则趋向单周期型,高峰出现于夏季(6~8月),高峰延续达3个月。

从浮游动物总生物量的季节变化幅度来看,东海的季节变化最为显著,也最有规律,南黄海次之,北黄海最小看不出显著的季节变化,这与北面较稳定的外界环境有关。

南海北部浮游动物总生物量比较低,数量的季节分布变化幅度不大,这与南海水温的季节变化小,整年保持比北方海区稳定的海况有关。但是受海流和迳流量变化的影响,在南海北部各水域浮游生物数量季节变化是有差别的。近岸海域总生物量的季节变化呈近双周期型。南海外海浮游动物总生物量的季节变化则呈单周期型。

### 3. 浮游动物种类的季节变化

在高、中纬度不同海区浮游生物的数量季节变化,是与该海区主要种类的生活周期密切相关的,常有剧增剧减现象。在低纬度的热带大洋区浮游生物量的季节变化不大,这是因为热带浮游动物终年繁殖,以及群落中种类组成复杂而没有明显的优势种类等有关系。我国近海浮游动物种类的季节分布,各海区在同一季节,同一海区在不同的季节各不相同。其中,黄海的各部分海域的浮游动物也不相同,因受不同水系的影响,可把它们划分为沿岸浮游动物,黄海中央低温高盐浮游动物和受暖流影响的黄海东南部暖水性浮游动物。

## 四、海洋浮游动物的摄食生态与生产量

### (一) 海洋浮游动物的摄食生态

海洋浮游动物的摄食属于生物群落中种间关系的研究。这种种间关系又以营养为基础,它表现了生物之间的相互关系。在生态学上有重要理论意义。在海洋物质循环中,绿色植物能够以日光作为能量来源,利用二氧化碳和其他无机物构成植物有机体。细菌则以矿物质为营养,并利用氧化过程产生的能量来制造它的自身有机物质,它们属于有机物生产者,是动物食料的主要来源。浮游动物不能自己制造食物必须摄食已制成的有机物以取得营养,它们属于消费者。当动植物死后被一些生物体所分解,即把有机物分成二氧化碳和水及其他无机物,使其成为生产性生物能够重新利用的物质。由于浮游动物摄食浮游植物属于食物链的第二环节,具重复性,因此近年来浮游生物的摄食生态受到浮游生物工作者的高度重视。



## 1. 浮游动物的食性和食性改变

(1) 食性的类别 浮游动物吃什么? 怎样吃? 这是摄食生态的主要问题。由于浮游动物(除大型水母外)大多很小,不易观察它的消化道中的食物成分,而且大部分食物已消化殆尽,很难鉴定食物种类。不过近年来通过色素分析法及电子显微镜观察还能鉴定一些无法认识的种类。

据食料成分,浮游动物大致可分为以下三类:

1) 素食性 这类以浮游植物为生的浮游动物(包括甲壳动物的枝角类、桡足类、磷虾类以及被囊动物的有尾类等)一般分布在浮游植物丰富的海水上层。

2) 肉食性 这类浮游动物(包括部分枝角类、桡足类、磷虾类以及毛颚类、水母类等)一般摄食其他小型动物,而它自己又成为肉食性鱼类的食料,这类浮游动物一般分布在较深水层。

3) 杂食性 这类浮游动物的食谱很广,即食浮游植物,又食其他小型动物,属于这类食性的浮游动物较多,而且分布很广,栖息于各个水层。

根据摄食方式,浮游动物也大致可分为以下三类:

1) 滤食性 依靠特殊的滤器以过滤水中的浮游生物或悬浮的有机碎屑。这类浮游动物一般具有不同的滤食方式。例如,浮游甲壳动物口部附肢上的细长羽状刺毛相互交织成网。由于附肢的剧烈转动,产生水流,把过滤的微小生物,经过大颚齿缘的磨碎后送入口中。再如,被囊动物的住囊虫,它的“住囊”外室的一侧有外滤网,海水借尾部的摆动进入外室,然后通过内滤网,集于内滤网上的微小食物,借纤毛运动而送入口中。

2) 捕食性 上述肉食性浮游动物就属于这一类;但捕食的方法随种类而异。如浮游甲壳类一般用密生小刺的附肢来捕食,但捕食的附肢在不同种类又不相同;毛颚类用头部两侧的强大的钩状颚刺来捕食。

3) 碎食性 这类浮游动物以水中悬浮的有机碎屑作为主要食料。如枝角类的尖头蚤(*Penilia*)主要以有机碎屑为食。此外,有机碎屑在磷虾类和深海浮游动物的食料中也占重要地位。

(2) 食性的转变 食性的改变是动物在历史上形成的对基本生活条件的一种适应。由于食物的季节变化,以及动物本身的发育阶段不同,也就引起动物的食性在一定范围内的改变。这种改变表现在不同发育阶段和不同季节方面。

几乎所有动物的食性在其生命过程中都要有不同程度的改变。这种改变是随着发育阶段的转变而改变的,而且是在比较短暂的时间内发生的,在改变之后,接着是一段食性比较稳定的过程,这种转变和稳定通常是相互交替着的,而且是按一定方向发展的。

食性的季节变化,一方面受着食物数量的波动,特别是受基本食料的丰欠所控制,另一方面也在极大程度上以食物的易得性为转移,显然两者是相互联系的。

## 2. 浮游动物对食物的选择

(1) 不同食性类型的动物,用不同的方法摄食不同性质的食物。食物利用的意义往往不能仅从是否被吞食下去来判断而主要决定于能否被真正消化吸收。除了食物的性质以外,食物能否有效地利用也取决于食物的适宜大小,任何捕食者也只能摄食一定大小范围内的食物。

(2) 低等无脊椎动物是否有择食能力,是一个仍有争论的问题。但近年来的研究表明不少浮游动物,甚至微小轮虫,都有一定程度的择食能力。例如,某些桡足类能择食它所“喜爱”的食物,但当这些食物缺乏时,可以改食其他食物。除桡足类外,其他浮游动物也有择食能力,如超型磷虾择食拟脆杆藻(*Fragillaropsis*),龟甲轮虫择食小球藻等;但在浮游动物中也有一些缺乏择食能力的种类,如桡足类的伪哲水蚤等,由此可见,浮游动物大致可分为择食性和非择食性两大类。浮游动物的择食机制涉及到感受器在择食中的作用,这方面的研究现在已经开展起来了。

## (二) 浮游动物的生产量

### 1. 生产力

生产力(productivity)是生态系的主要功能之一,是各类生物在单位体积和单位时间内生产能力的反映,一般用含碳量来表示,以利用各类生物生产量的比较,它包括初级生产力、次级生产力和终极生产力。

(1) 初级生产力 初级生产力是浮游植物在单位体积和单位时间内生产量的反映,一般用  $g(\text{或 } mg)/[m^2(\text{或 } m^3) \cdot d(\text{或月、年})]$  来表示。初级生产力有明显的地区差异,即使在同一个大洋区,寒、温带海较高,热带海较低。而在同一个海区,近海较高,外海较低,有上升流的海区,即使处在热带,初级生产力还是较高,这是因为上升流把贮藏在深海中的丰富营养盐带到光照层,促进了浮游植物的大量繁殖,此外,初级生产力还有明显的季节变化。

(2) 次级生产力 这是草食性浮游动物在单位体积和单位时间内的生产量,也以  $g(\text{或 } mg)/[m^2(m^3) \cdot d(\text{或月、年})]$  来表示,由于采集样品和测定含碳量比较困难,这项研究远不如初级生产力那么普遍和深入,据调查次级生产力和初级生产力一样,不但有地区差异,并且也有季节变化。影响次级生产力的主要因子是温度和食料(浮游植物),浮游动物的生产量还受着内在因子(如生殖率、出生率、死亡率等)的影响。

(3) 终极生产力 这是食物链的最末环节在体积和单位时间内的生产量,由于个体大,不能用含碳量来表示,当然,开展鱼类的种群动力学研究(包括年龄组成、性比、生殖率、出生率和死亡率等的内在因子)是估计终极生产力的另一条途径,值得提出的是,从初级或次级生产力对终极生产力的转换率中也可看出鱼类的



大致生产量。

总之,一个海区生态系的总生产力是食物链各个环节生产量的总和,食物链各个环节的生产量形成一个生态金字塔,愈近底层,产量愈大,可见浮游生物生产量在生态系的总生产力中占着决定性位置。

## 2. 影响浮游动物生产量的因素

(1) 季风的影响 生物量的变化同季风更替有直接关系。如印度洋的生物量的变化。

(2) 种类组成的影响 生产量的高低与种类组成有关系,如大西洋、太平洋、红海等,高生物区种类组成随地区而异,但起决定作用的是桡足类,优势在沿岸河口区,某些幼虫季节性的出现也占有一定的比例。

(3) 繁殖季节和海流的影响 分析南大洋浮游动物高生物量的原因,第一是由于繁殖季节,有大量桡足类密集在较狭水层繁殖,同时出现占优势的桡足幼体;第二由于辐聚区浮游生物机械的集中而形成,另外,有上升流的海区生物量也较高。

(4) 不同纬度的影响 我国总生物量南海最低,随着纬度的增加生物量逐渐升高。

浮游生物生产量受日光、温度、营养盐和海流的影响很大,这些因素的重要性随季节和地区而异,此外,生物本身的生长、繁殖以及鱼类的摄食强度都在不同程度上影响着浮游动物的生产量。上述因素不是孤立的,而是综合影响的结果。

## 五、浮游动物种群及群落生态

浮游动物是水域生态系统中的主要成员之一,是鱼类和其他经济水产动物(包括虾类等)的基本饲料,在食物链中占着重要位置;并且有些种类是渔业捕捞的对象。因此浮游动物的种群生态研究,尤其是数量变动研究,对渔业增产十分重要。

种群(population)是栖息在同一地区的同种个体的集团,是该物种在本区域内的生殖集体。它们具有相同的形态特征、生理和生态特征,特别是相同的繁殖习性。不同种群之间的差别不仅表现在个体数量上,也表现在年龄组成、性别比例、出生率、死亡率等特征上,这些都是种群的属性。

### (一) 种群的生态特征

#### 1. 种群大小和种群增长

浮游动物的种群大小和其他动物一样,相对接近于  $N_t = N_0 e^{r \cdot t}$  公式。其中,

$N_t$  代表种群大小,  $N_0$  代表底数,  $r$  代表增长率,  $t$  代表以繁殖周期或以自然周期计算的时间;  $e$  是自然对数的底。种群增长率( $r$ )因物种而异,同时又随种群生存条件及发展形势而变。一般地说,  $r$  值是受生殖率( $b$ )和死亡率( $d$ )决定的。即,  $r = b - d$ 。  $b > d$ , 则为正值, 种群不断增长;  $b < d$ , 则为负值, 种群逐渐消亡。浮游动物种群大小不是一成不变的, 而是波动起伏的, 有年、季等周期变化。各个种群的增长和大小受外界环境因子(如阳光、水温、各种营养盐等, 也包括有机因子, 如各种藻类、肉食者和竞争者)的影响很大, 它们同种群的内在因子, 如种群的生殖率、孵化率、存活率和死亡率等交叉作用共同影响种群的增长和大小。

一般生物种群的增长过程可大致分为以下三个阶段:

(1) 增长期 这是数量增加、种群扩大的阶段。这个阶段的特点是: 生殖率  $>$  死亡率。

(2) 平衡期 这是数量达到高峰后的种群比较稳定阶段; 不过常有不同程度的数量变动。这个阶段的特点是: 生殖率 = 死亡率。

(3) 下降期 这是数量减少, 种群缩小的阶段。这个阶段的特点是: 死亡率  $>$  生殖率。

浮游生物的种群大小受外界环境因子的影响很大。如, 淡水枝角类的大型蚤 (*Daphnia magna*) 的种群在  $18^{\circ}\text{C}$  比  $25^{\circ}\text{C}$  大 2.5 倍。这可能和它们在高温时期代谢不协调, 能量消耗较大, 种群繁殖出现障碍有关。此外, 食料也是影响种群大小的一个重要因子。

## 2. 种群年龄组成及其变化

种群年龄组成和种群增长及大小密切相关。根据年龄组成, 可把种群分为下列三种类型:

(1) 生长相种群(growing population) 它的种群特点是: (幼体 + 成体)  $>$  “老年”。由于幼体和成体数量很大, 占了优势, 故种群增长迅速。

(2) 静止相种群(stationary population) 它的种群特点是: (幼体 + 成体) = “老年”。由于“老年”个体的逐渐增加, 使种群增长逐渐缓慢, 甚至完全停止。

(3) 衰落相种群(declining population) 这个相的种群特点是: “老年”  $>$  (幼体 + 成体)。由于“老年”数量激增, 占了优势, 故生殖率下降, 而死亡率上升, 种群便趋于衰落。以上三个种群类型在浮游动物中都可找到。一般来讲, 种群增长相常出现在繁殖盛季, 而种群衰落相常出现在繁殖季节以后; 但种群静止相一般不很明显, 可能与出现时间不长有关。

## 3. 种群密度

种群密度是种群大小的量化表达式。动物的有效生存活动空间每单位所积聚的个体总数即称种群的密度。因为种群密度和环境密切相关, 所以通过种群密



度研究,一方面可以了解种群动力学(population dynamics),另一方面可以了解种群和环境之间的关系。过去通过对淡水枝角类的研究表明,种群太大(造成拥挤),会降低产卵量和发育率,显然不利于种群增长。可是,种群密度太小也同样不利于种群增长。Pratt 研究大型蚤的种群增长结果表明:如果在培养瓶中仅放一个个体,那么就容易死亡。

#### 4. 种群数量变动

数量变动是种群,特别是自然种群的主要的生态特征。种群数量一方面随着时间而变动(包括昼夜、季节逐年变动);另一方面随着地区和水层而异(包括平面和垂直分布),兹分别简述如下:

##### (1) 在时间上的数量变动

① 昼夜变动 上层浮游动物的相对密度白天贫乏,夜晚丰富;而下层浮游动物的昼夜变动却正好相反。

② 季节变动 各类浮游动物的数量都有不同程度的季节变动。根据变动幅度的大小,可大致分为下列三种类型:

(a) 数量变动不大 这是整年繁殖的种类,每季都有出现,但数量差别不大。

(b) 数量变动较大 这是季节繁殖的种类共有的特点,到了繁殖季节数量很大,而在其他季节则数量很少,或近于绝迹。

(c) 数量变化很大 这是在短期内突然大量繁殖的种类。因此,数量变动很大;

③ 逐年变动 各种浮游动物都有不同程度的逐年变动。例如,美国东岸的飞马哲水蚤在 1931 年的数量很大,而在 1937~1939 年的数量很小,相差几乎达 600 倍。

(2) 在空间上的数量变动 浮游动物的种群在空间上的变动,主要表现在垂直分布和平面分布两个方面:

① 平面分布 种群密度随地区而异,一般愈近大陆,密度愈大;愈近赤道,密度愈小。这和营养盐和浮游植物的数量分布密切相关。在营养盐和浮游植物丰富的近岸水域(特别是有上升流或海流交汇区),浮游动物(尤其是素食性动物)的数量很大。

② 垂直分布 各种浮游生物的数量随深度而异,在上层较多,下层较少,而在深层(1 000m 以下深海)更少。不过,垂直分布有明显的昼夜变化,这是昼夜垂直移动的结果。

总之,数量变动是浮游动物自然种群的一个显著特征,它一般是多方面复杂因素交叉作用所决定,规律较难掌握,也有一些种类的数量变动是有规则的,如毛虾、海蜇的数量就是若干年大变动一次。影响数量变动的因素很多,既有内界的,也有外界的,对浮游动物来说,海流是一个重要因素,这些因素多而复杂,而各种因子的

重要性随种类、季节和地区而异,所以,探讨种群数量变动的原因是种群生态学的一个重要问题。

## 5. 种群间的相互关系

种群之间的相互关系是种群生态研究的一个重要内容,主要表现在种群间摄食关系和相互竞争上。

(1) 浮游动物和浮游植物之间的关系 很多浮游动物依浮游植物为生,这是最显著的相互关系(摄食关系)。此外有些浮游植物能分泌抗生素、生长素、维生素B<sub>12</sub>等外代谢物(ectometabolites),这些外代谢物对浮游动物的摄食、生殖、生长及发育有不同程度的抑制作用。有研究表明,用衰老的、不再分裂的小球藻作为饵料,大型蚤的生长很慢,并且停止生殖,过了11~13天后,便会死亡。又如,据Hardy在南极海的观察,浮游植物如果繁殖太盛,有‘排挤’浮游动物的现象,因为浮游植物的种群密度太大,会改变海区理化环境因子(如含氧量、pH),使环境不适于动物的生存。这样,浮游动物就会避开浮游植物繁殖太盛的地区,从而形成后者‘排斥’前者的现象。总之,浮游动物和浮游植物之间的关系是复杂的,既有‘摄食性’关系又有‘非摄食性’关系,是一个值得探讨的问题。

(2) 浮游动物种群间相互关系 浮游动物本身是一个多种性群落。在不同种类的种群之间也存在着‘摄食性’和‘非摄食性’相互关系。前者表现在有的浮游动物以某种浮游动物为食,后者可用一个例子来说明,当两种淡水枝角类[蚤(*Daphnia*)和低额蚤(*Simocephalus*)]培养在一起,后者逐渐死亡而消失。发生这个现象的原因还不清楚。

(3) 浮游动物和鱼之间的关系 浮游动物(主要是甲壳动物)是中、上层鱼类(如鲱鱼、鲭鱼等)的主要饵料。这种摄食关系是明显的;有些富有胶质的浮游动物(如水母类、被囊类等)的数量太大,会阻碍鱼类洄游的路线,从而降低渔获量,对渔业不利。

浮游甲壳动物,特别是磷虾类,是须鲸类的主要饵料。例如:南极海的蓝鲸(*Balaenoptera musculus*)到了索饵季节,常成群洄游到超型磷虾(*Euphausia superba*)的密集区摄食。北冰洋的北方温鲸(*B. borealis*)到了索饵季节常集中在它的主要饵料的密集区摄食。

因此研究浮游生物和其他种类的种群间相互关系,不论在理论上或实践上,都有重要意义。

## (二) 群落生态

生活在同一个居留区的不同物种的种群,构成了高一层的生物集团;称为生物群落,浮游生物是一个多种性的自然群落,几乎每一门无脊椎动物(成体或幼体)都



有代表参加这个复杂的群落。所以,浮游动物群落数量变动,事实上反映着各类和各种浮游动物种群数量变动的总和。从这点,可以看出它比单种性动物种群的数量变动要复杂的多,在研究难度上也大的多。关于我国浮游动物群落生态问题的研究刚刚开始,主要围绕着轮虫类、枝角类和桡足类进行。此外,Fish、Pennak、Riley、Cushing、Huzelwood 等曾对浮游动物群落生态作过较全面的分析研究。不过,总的看来,还不如昆虫、哺乳类等的群落生态研究那么深入、细致。我国浮游动物的群落生态研究,今后应大力开展,为我国生态学作出贡献。

## 六、游泳生物

游泳生物(nekton)一词是 Haeckel (1890)在《浮游生物研究》论著中首先使用,是一类具有自我运动能力、自由选择运动轨迹的生物类群。大多数游泳生物是一些较大型动物及其不同生活史阶段个体群。在浮游生物中多以植物和无脊椎动物占优势,而游泳生物中主要包括软体动物中的头足类、甲壳纲中的大型虾类和部分脊椎动物等。与其他海洋生态类群相比,无论在种类上,还是数量上,鱼类均占有明显游泳生物的优势地位。

由于游泳生物种类繁多,资源生产力水平较高,为人类从事渔业、娱乐与旅游、加工业乃至其他工业的发展,提供了较为广泛的就业、能源、社会发展前景。近年来,人们对海洋生物学这个领域的兴趣一直在不断增长。这种状况显然是由于整个社会不同阶层的人们日益认识到:海洋作为未来人类食物来源地、矿产储藏地、氧气主要提供者和气候调节者,以及作为人类活动所产生废弃物质最终场所的重要性。另一方面,随着全球性渔业资源的衰退和大尺度气候等环境因素的影响,国际上在游泳生物资源开发权和国际海洋法所规定沿岸国管辖权等纷争不断,日益扩大和加深了人们对海洋国土概念及其内涵的关注。21 世纪是海洋的时代,面临着陆地资源的短缺、人口的激增和生态环境的恶化,导致国内外人群健康与生存、社会经济持续发展形成两大主流:其一是由于全球性海洋生物资源因过度渔业呈现衰退的局面;其二是公众的目光投向海洋,向海洋索取食物蛋白质来源、功能食品、海藻活性物质、海洋药物和新资源。因此,游泳生物生态学研究显得十分紧迫与必要。

### (一) 生态类群的分化及其适应

#### 1. 生态类群的划分

根据海洋生物生活习性的差别,将其划分为浮游生物、游泳生物和底栖生物等 3 个生态类型,也即浮游生物为被动地漂浮在水层中的生物群;游泳生物为具有发达的运动器官与游泳能力的生物;底栖生物为生活在海洋基底表面或沉积物中的

生物。虽然,这种划分方法概括了主要海洋生物类群形态与空间分布特征的主要方面,但忽视了各生态类群的生活史阶段的转变与适应、种群的昼夜垂直移动和特殊生态环境的适应等,故显得过于简单和主观化。

根据生态形态学类型标准,到目前为止游泳生物包括头足纲、矢虫纲、单鼻亚纲、盾皮鱼纲、软骨鱼纲、硬骨鱼纲、爬行纲、部分鸟纲和哺乳纲等 10 个纲动物。严格讲来,海鸟不是游泳生物,因为它们飞翔在空中,而不在水中游泳。事实上,某些海鸟,如南极企鹅、鸬鹚等为猎捕食物而潜入水中,因此它们不得不大部分时间在水中游泳度过。

根据生物在空间尺度上的分布格局,可分出中上层游泳生物和底层游泳生物。在海域分布上,有以栖息于大陆架以内的近岸游泳生物和进行长距离洄游的大洋游泳生物。在特定区域,由于生态环境的类型差异和季节性变化,可划分为常年出现、空间分布范围较小的定居种,连续出现于多个月份的季节种和采捕频率较低的偶见种等 3 种生态型。

## 2. 地理范围与水域分布

由于中上层动物特殊的生态形态类型,游泳生物具有广分布性,从南北两极到赤道水域,我们几乎随处可见其踪影。海洋游泳生物与其他内陆水体游泳生物的主要特点包括以下 3 点:

(1) 海洋游泳生物的系统阶元组成比内陆丰富。共有 12 个纲,而在内陆水域,仅有 9 个纲。海洋所特有的游泳生物主要有矢虫纲、头足纲和鸟纲。海洋中代表游泳生物的纲较多,种类数也很多。

(2) 与内陆水域游泳生物相比,海洋游泳生物生态形态型组成更为多样化。所有 4 个游泳生物类群均出现在海洋。所以,水体越小,真游泳生物种类也越少。原因是随着中上层的缩小,与水体底部与陆地的生态学联系也不可避免地增加。

(3) 总的看来,海洋中游泳动物个体大于内陆水域。

在地理分布上,游泳生物种类数量随地理纬度呈现区带分布。海洋与内陆水域物种多样性从赤道向两极变小。在低纬度水域,物种多样性很高,单一物种的种群数量较小;而在高纬度,种类数较少,但种群资源量较大,如鲱(*Clupea harengus*)、鳕(*Gadus morhua*)。这种游泳生物栖息地类型和大小的变化是对所处生态环境的适应。在内陆水域,不同生态形态类型游泳生物的栖息地大小没有明显差异;而在海洋,尽管底栖型游泳生物和干旱型游泳生物从不形成较大的栖息地,但我们把游泳生物看成一个整体,栖息地扩大的现象在较大型游泳生物内非常普遍。形成这种生物地理格局的主要原因是游泳生物大多属于变温动物,生物体自身可通过体温的调节,来主动适应于所生存的生物节候带变化。对于恒温动物来讲,独立运动能力显著增强,尤其是广温性游泳生物,种群的空间扩散与温度关系不甚密切。



### 3. 生态适应

海洋是一个“三维空间”，游泳生物始终是悬浮在透明介质中，没有安全的避难所。当游泳生物在水中运动时，不存在它们赖以辨别方向的任何物体。为发展机体对水介质的推进机能，维持机体悬浮在水中，适应海洋生活，游泳生物从机体结构、生理调节和生态学特征等具有相应的适应功能：

(1) 机体结构变化 大多数游泳生物个体密度与海水相近。由于体内许多组织密度高于海水，这就意味着体内必须具备密度较低部分，以维持动物个体内外密度平衡。在多数真骨鱼类中，都有一个气囊或鳔。这一构造约占体积的 5% ~ 10%。通过调节鳔内含气量，改变鱼体的密度值。在海洋哺乳动物，附属气囊的发展亦可控制机体的浮力大小。确保浮力均衡的另一途径是体液离子浓度调节。头足类中的乌贼体腔中重钠离子往往被质量较轻的铵离子所替代。这样，相同容积的体液密度低于同等体积的海水。除了气体调节密度外，减少骨骼或部分硬质部分的重量、积聚脂肪等方式，亦可增加机体浮力。除了上述这些维持或增加浮力的静态方式外，某些游泳生物在躯体前部形成提升面。在某些鱼类中，由鳍或鳍状物产生的上升力，可由整个躯体前部的活动而加强。其次，减少阻力是游泳生物适应海水环境、逃避敌害的另一种适应方式。从生物-流体力学理论可知，摩擦阻力、形状阻力和涡旋阻力构成运动物体的阻力。其中，摩擦阻力与生物体表面积成正比；形状阻力与其横截面积成正比。因此，流线型身体构造是游泳生物适应环境的结果。

(2) 生理学调节 游泳生物个体较大，运动迅速，而且大多是捕食动物，感觉器官发育较为完善，通过视觉和听觉获得感觉信息。多数鱼类体表具有发达的罗伦氏器和侧线，对水压和温度等环境因素产生较为敏感的信息反馈。在哺乳类游泳生物都有发育健全的回声定位系统。利用这种定位系统，鲸能够将大小和形状相似的两种鱼区别开来。另一种生理调节的方式是通过体内渗透压的变化，维持机体与环境密度的平衡。渗透压调节机制就是水通过半渗透膜，如细胞壁，使得内外液体维持相近的浓度，最常用的方式是以较轻的化学离子代替体液中较重的化学离子。在海洋软骨鱼类是等渗透压体系。它依赖于储存尿素的作用，维持血液中高渗透压。海洋软骨鱼类的平均渗透压为 1 025mOsm/L，其中约有 35% 是靠尿素来维持的。尿素本来是有机体应该排出的含氮废物，但在软骨鱼类的进化过程中，它反而成为有用的物质被利用起来了。海洋硬骨鱼类是低渗透压，也即面临着体内水分不断地由鳃和体壁排出体外，海水环境中盐类不断地进入体内。为防止过多失水和体内盐度升高，其生理调节机制是肾小球退化，遏制尿量排出；不断吞噬海水补充水分缺失；发展鳃上器官，分泌多余盐分。

海洋哺乳动物和鸟类血液和体液中盐分浓度通常高于水环境。为了调节体内外渗透压平衡，它们必须通过直接喝水或摄取含水食物，以补充水分，并排出多余

的盐分。海鸟通过眼眶部位特殊的泌盐腺和肾等器官,排出过多的盐分。

(3) 群体生态适应 游泳生物的群体生态适应包括防御和伪装、洄游等。

游泳生物的防御和伪装机制主要采取身体透明、保护色和改变体形。如果动物身体透明,尤其是在大洋清澈的表层水域,使得它易逃避其他捕食动物的侵扰。体形改变,常通过生物机体外发展的腹脊来实现。从游泳生物体下面往上看,就看不见入射光下的动物,因而能逃过较深水域捕食者的视线。保护色的产生,通过体背部深蓝色或深绿色,形成体色与环境颜色的融合体。任何活动在这个区域的深色动物,即使有腹棱消除影子,从下面看也是很清楚的。但是,如果动物的腹部是白色或银白色,使反射光达到最大值,或者与下射的光相混合,摄食者就不易察觉。

从动态的观点,洄游和扩散是生物行为适应的重要类型。在海洋生态系统中,游泳生物的空间分布往往根据群体生活史特征和空间利用方式,呈现为明显的季节周期性。在大洋性、中上层游泳生物中,往往需要进行长距离洄游。导致洄游的重要因素之一是环境水温。金枪鱼是典型的中上层鱼类,广泛分布并洄游于热带、亚热带大洋水域。当温带水域的水温升到 20℃ 左右时,主要热带金枪鱼便冒险闯入。加利福尼亚沿岸寒冷的上升流中丰富的饵料生物,是吸引金枪鱼类洄游的另一因素。如果那一年气温比较寒冷,金枪鱼类就不会来此。曼氏无针乌贼靠头部漏斗喷水而进退,故营长距离游泳能力较弱。它的洄游受风场和海流场的影响较大。春季,东南风加强,近岸水温升高,曼氏无针乌贼游向沿岸水域。初冬,西北风加强,促进沿岸水冷却,它便离岸向深水移动。显然,这些游泳生物的洄游特性受环境因素作用非常明显。对于近海游泳生物,依赖于种群本身生物学节律调节栖息地利用方式。如中国近海大黄鱼等底层鱼类,随生理发育状况和环境要素的季节性变化而进行趋岸或离岸的周期性洄游。暖季密集分布在沿岸近海区的产卵场、索饵场及其洄游通道,寒冷季密集中心分布于远岸外海较深水区的越冬场。这种游泳生物空间分布的洄游特征,往往具有时空格局异质性 (spatiotemporal heterogeneity), 或称缀块动态 (patchiness dynamics), 其生物学意义主要可归结如下:

1) 通过洄游,种群内和种群间的个体得以交换,防止长期近亲繁殖而产生的种质退化。

2) 通过洄游,使种群能适应因季节性变化而引起的生态环境变动,有利于种群生存有利的栖息地;扩大种群的分布区。

3) 通过洄游,保持种群的稳定性。

## (二) 种群动态与生活史调节

### 1. 种群概念及特征

生物与环境是相互联系、相互作用的复合体。在生态环境中,生物对特定环境的适应表现在栖息地的选择和利用上;于生物成员本身,通过生活史的调节,在某



种意义上改造环境。一种有机体或一种生物,同时也是另一种生物的环境。生物与环境经长期进化和适应,形成以种群为主要结构单元而存在,但它不是同种个体简单的堆积,而是具有性状稳定、特征明显,并具有自我调节机制的有机单元。所谓种群(population),是由同种个体组成,具有可交换的基因流,占有相对固定生态位的生命组织单元。在同一种群内的个体,可以进行自由交配繁衍后代,从而与邻近地区的种群在形态上和生态特征上彼此存在一定的差异;在个体发育过程中,一个种群的生长特征,包括繁殖特性至补充群体数量变化特征,乃至种群生产量和资源量,均与另一种群形成明显的区别差异。作为自然生物个体的集合体,生物种群必须具有各自的生态和遗传特征,主要包括:

(1) 空间分布特征 无论是大洋性游泳生物,还是近底层游泳生物,每一种群具有一定的分布范围,这是种群的一个基本特征。在分布范围内有适合于种群生存的条件,分布中心条件最合适,边缘地区则波动较大。但是,在很多情况下,同一海域,具有不同种群的交叉或重叠分布。所谓交叉分布,是指不同种群季节性交叉利用同一栖息地作为产卵场、育幼场或越冬场,即为季节性种群。由于游泳生物的空间扩散随所处环境条件的变化,尤其是温度对游泳生物时空分布格局的控制作用,在某些动物分布的边缘区域,也存在重叠分布。但这种分布区并非均匀分布,而是形成多少生殖上隔离、相对独立的种群领域和群体生态形态特征上的明显梯度差异。例如中国近海的大黄鱼,就是由物种沿地理差异演化为3个独立种群(表9)。自黄海吕泗至南海北部涠洲岛附近海域,岱衢族、闽-粤东族、涠洲族等种群的差异性特征,既有彼此重叠,如背鳍棘数、渐近体重和绝对生殖力等,又有差异显著,如左侧鳔支管数、生长速率和种群生殖系数等。这种从形态到群体生物学特征的差异,主要是由于生态环境因素的不连续性分布,导致产卵场的分离,形成大黄鱼种群间生殖隔离。

表 9 大黄鱼种群差异性特征

	主要特征	岱衢族	闽-粤东族	涠洲族
形态差异	背鳍棘数	9.91	9.96	9.96
	幽门盲囊数	15.12	15.20	15.29
	左侧鳔支管数	29.81	30.57	31.74
	脊椎骨数	26.00	25.99	25.98
生长与繁殖	渐近体重(g)	820	1 585	787
	生长速率(k)	0.32	0.46	0.32
	最高年龄级	30	17	9
	绝对生殖力(千粒)	40.3~1 616.8	39.9~900.6	—
	种群生殖系数	19.1	24.4	—
生态分布	偏离物种分布区	北部	中部	南部

(2) 数量变动特征 种群的数量随时间而变动,并且有一定的数量变动规律。但在正常情况下,种群变动有一个范围,这是与各种群特有的出生率、死亡率、生长率和年龄结构等生态过程特征有关。在特定水域,种群数量特征受补充量、生长量、迁入和迁出量、死亡量和捕捞量等因素的动态作用。在种群发展的某一时刻,当迁移量和死亡量超过种群补充量与生长量,种群资源量下降;反之则使种群增加。因此,种群数量变动特征可以定量地表示为:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E$$

这里, $t+1$ 与 $t$ 为时间间隔,与之相对应的资源量为 $N_{t+1}$ 和 $N_t$ , $B$ 为补充量, $D$ 为死亡量, $I, E$ 分别为迁入与迁出量。

(3) 遗传保守特征 种群是特定环境条件下一个独立基因库的表现型式。在同一种群内,个体间可通过交换遗传因子,促进种群的繁衍。种群的遗传特征也使种群之间保持形态、生理和生态特征上的差异。动物所处环境是多尺度的,任何一个尺度的环境条件发生改变,并不足以改变其他环境因素的变化,仅仅通过调节种群适合度(fitness),维系种群的延续,即为种群的遗传保守性。受游泳生物生态环境的影响,游泳生物种群的遗传学响应可通过短期或长期的调节机制,显示种群特征的可塑性与易变性。最简单的短期响应是渔业捕捞。在机轮拖网发明之前,海洋环境限制了渔业效率。海洋鱼类种群的开发利用基本与自然资源种群再生产力相平衡,种群的遗传特征处于较稳定状态,仅在种群的微进化变化中。此时,鱼类种群动态对渔业响应可预测性较强,并为渔业资源管理模型的发展提供了十分重要的信息。另一方面,游泳生物种群结构的变化受生态压力,反映在种群的遗传系统发生适应性调节。所有两性繁殖生物应用表型变异(phenotypic variations),重组自身的遗传物质。尽管这种变化比较微弱,但它制约着动物较长时间序列内适应于变化着的环境条件,尤其是以遗传信息为基础的部分特征变异。直接测量遗传型和表现型的相互关系,即为可遗传性(heritability), $h^2$ ;

这里,

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

$$V_P = V_A + V_D + V_E$$

$V_A$  为外源遗传方差,主要度量杂合子(heterozygote)显性特征与纯合子(homozygote)平均差异; $V_D$  为优势基因方差,它可定量地评价孟德尔基因顺反子(cistrons)影响种群形态学特征的结果; $V_E$  为环境变异方差, $V_P$  为表现型遗传变异总和。

虽然一个物种基因库本身具有一定范围的可变等位基因,但仅靠基因重组并不能拯救动物摆脱环境变化所引起的基因突变。对游泳生物而言,也许迁移是它逃避基因突变、维持种群遗传结构保守性的一种适应。



## 2. 数量变动理论

在种群生态学研究,数量变动规律是将种群作为开发利用单位,研究生物资源的动态变化及其可持续利用问题,因此它是现代生态学研究的核心内容。影响游泳生物种群动态的因素很多,主要包括生物本身的生物学特性以及生态环境因素与人类活动等。就生物因素而言,主要有繁殖、生长、死亡和洄游等;生态环境的作用因素包括水文环境和营养联系等。

繁殖受种群亲体的繁殖力、孵化率与抚育方式、子代成活率等因素制约。在游泳生物早期发育过程中,大多数鱼类和头足类均具有较高的繁殖力,但受海洋环境和其他生物的捕食作用,导致其后代的成活率较低;而对于海洋哺乳动物和鸟类,子代发生量较低,但成活率较高。种群生长受种群密度、年龄结构和营养保障与生态环境条件的制约。根据作用来源和效应差异,死亡因素又可区分为捕捞死亡、由疾病和机体衰老等引起的自然死亡和捕食死亡。在水生环境中,人类捕捞是影响鱼类种群数量变动的主要因素之一。适当的捕捞使种群数量减少的部分,由种群补充和生长部分得到补偿而取得平衡;过度的捕捞将由于得不到适当的补偿而使平衡遭到破坏,使种群资源量大幅度下降。

## 3. 生活史类型与生态对策

物种的生态学特性和遗传属性是紧密相关的。它的形态特征和遗传特性、种群大小及物种的遗传频率,均可通过自然选择,对所处环境作出适应性调节。栖息于不同环境内的物种呈现出不同的生活史型特征。这种栖息地、生态学类型和种群参数间的相互关系,定义为最佳生活史或生活史理论。该理论主要假设:用于繁殖后代所消耗的生活物质质量与子代的适应性成正相关;可被某一种类所利用的生活物质数量恒定。根据种间竞争理论和营养物质的数量与子代补充量关系,海洋生物种群的生活史理论可概述为:自然选择调节生活史特性,以保证物种子代成活量得以最大限度地增加。当环境条件内大量死亡因素既非选择性又不能预测时,生物种群将它摄入的大部分营养物质用于繁殖活动,以增加其后代的补充量;反之,环境内死亡因素中大多数可预测,且为可选择性时,物种的生活物质被最佳利用,往往通过竞争能力,使生物种群适应性逐渐增强。

自然选择并非直接影响繁殖活动,而是当物种处于不利于繁殖活动的环境中,通过改善其后期发育阶段的补充量,借以最大限度地保全其后代的存活量。从繁殖至竞争活动过程中,游泳生物生活物质消耗量的变化仅发生于栖息地,在那里竞争活动作用于后代存活率,其结果使生物有机体在不同选择压力下形成各具特色的生活史类型特征。根据生活史参数的种间差异和生态学参数的组合,生物有机体的生态对策可区分为 $r$ -选择型特征和 $K$ -选择型特征。处于大量非选择性或突变死亡因子环境内的物种( $r$ -选择型),其选择特性为提高繁殖力。通过补充活

动提高繁殖力。主要有:①性成熟早;②加快生长速度;③有限数量的亲体产生大量后代;④最大限度增加低龄子代数量。由于大部分生活物质消耗与补充活动,随之形成的其他选择型特征为:①个体小;②死亡率高;③生活周期短。在一般种群生物学研究中, $r$ -选择型种群主要表现为:①首次性成熟年龄偏低;②生长速率较快;③渐近个体大小偏小;④瞬时自然死亡率较高;⑤最大生长寿命较短。在死亡因素可预测的环境中, $K$ -选择型物种生态对策主要为:①延迟性成熟;②降低生长速率;③死亡率较低;④体形较大;⑤生命周期长。基于这种生活史型的生物多具有以下特点:①首次性成熟年龄较高;②生长速度较慢;③最大渐近个体较大;④瞬时自然死亡率较小;⑤最高年龄较高(表 10)。

表 10 物种生活史类型特征及其生态对策

生态指标	$r$ -选择型	$K$ -选择型
气候	多变,难以预测和不确定	稳定,可预测,较确定
死亡率	常是灾难性的,无一定规律性,非密度制约	比较具有规律性,密度制约
存活曲线	属 Deevay 划分 C 型,幼体存活率很低	属 A、B 型 幼体存活率高
种群大小	时间上变动大,不稳定,通常低于环境容纳量 $K$ 值 群落不饱和,生态上真空	时间上稳定,种群平衡,密度在 $K$ 值临近 群落处于饱和状态,没有移植必要性
种间竞争关系	每年有再移植变动性 通常不紧张	经常保持紧张
生态对策	① 快速发育 ② 高 $rm$ 值 ③ 提早生育 ④ 体型小 ⑤ 单次生殖	① 缓慢发育 ② 高竞争力 ③ 初次性成熟晚 ④ 体型大 ⑤ 重复生殖
寿命	短,通常少于 1 年	长,通常大于 1 年
调节结果	高繁殖力	高存活率

#### 4. 种群承载能力 (carrying capacity)

承载能力概念首先由 Errington(1934)提出,是研究野生动物种群资源量变化的一个生态学特征及其由该种群为目标资源组成的生态系统综合生产力指标。在种群生态学上,承载能力系某一生态空间可支持的最大生物种群大小,并不至于引起支持系统能力的下降。随着种群密度的升高,对有限空间资源和其他生活必需



条件的种内竞争也将增加,并将影响到种群的补充量和实际增长率,直至妨碍这种增长趋势。在生态系统生态学上,它主要考虑影响生物生产力的关键因素,通过动物种群数量和覆盖面积来确定。由此可见,承载能力的概念所反映的核心成分是生物种群及其生态环境间的依存关系,即能量流动与物质循环、资源和空间等三维结构特征。

生物种群在有限环境下连续增长的基本形式符合逻辑斯谛模型(logistic growth model)。它描述受生态系统中食物和栖息地等因素支配下的不对称种群生物量,以及来自自然的或人为的捕食与开发对资源种群的影响,指示生态系统的综合生产力受种群生长约束。确定这种生物种群增长与环境的依存关系,直到  $K$  时间称作为上限渐近值。不管是否考虑时间变化,逻辑斯谛模型中的  $K$  值具有所有生态系统条件约束和环境压力对种群增长的密度效应。该模型假设:

(1) 设想有一个环境条件所容许的最大种群资源量,称为环境容纳量或承载能力(carrying capacity),通常以  $K$  表示。当种群大小达到  $K$  值时,将不再增长,即  $dN/dt = 0$ 。

(2) 设想使种群增长率降低的影响是最简单的,即其影响随着密度上升而逐渐地、按比例地增加。例如,种群中每增加一个个体就对增长率降低产生  $1/K$  的影响;若种群中有  $N$  个个体,就利用了  $N/K$  的空间,而可供继续增长的剩余空间就只有  $(1 - N/K)$  了。

当我们评价某一可更新种群资源动态时,可根据生态环境的综合指标与有机体总量最大值间的关系来测量种群承载能力。这样,承载能力实际上是环境空间尺度与生物有机体数量和能流密度的函数。即面积越大,系统的承载能力亦增高。同样,在特定面积内可支持的低能量需要的种群密度比同一营养级高能量需求种群密度高。对一个拥有相对稳定边界、生物丰富度一定的生态系统而言,系统承载能力的变化速度与有机体的资源需求改变一样迅速。这就是说,承载能力的概念容易被人们接受,但实际难以估计。通常,当动物种群繁殖超过该系统生物物理承载能力时,将导致该种群密度下降、死亡率增加、繁殖力降低直至迁出该系统等生活史策略的适应性变化。在海洋游泳生物种群动态研究中,由于它的空间易变性和生物资源的公共财富性,承载能力的概念常与可持续性理论相联系。从受控生态系统中的近海养殖池塘和网箱,到自然生态系统的内湾、河口、近海到外海,资源种群分布空间界限的不同,加上研究种群常大于一种以上,故承载能力的概念还需考虑种群时空分布格局和种间作用。Shaw 等(1995)在蓝鳃太阳鱼(*Lepomis macrochirus* Rafinesque)和胖头鲤(*Pimephales promelas* Rafinesque)的比较微宇宙种群繁殖研究中,提出系统的承载能力取决于种群密度和性比例,通过种群生长和繁殖确定种群生产力。在生态系统研究中,为了获得最优化生物生产量,对系统中水交换、环境温度和营养盐梯度等非生物环境、基础生产力及其不同营养级捕食动物和补充资源需进行效应匹配。由于生态系统中能量流动和物质循环规律直接决

定着系统的稳定性和可持续性。生态系统的稳定性倾向于生物种群的高密度,而不稳定性直接来源于低密度。随着生态系统演替,自然选择压力倾向于逐渐增强,导致波动种群在持续承载能力内达到新的稳定态。

### (三) 群落生态多样性

#### 1. 群落的概念

在自然界中,没有一种生物是孤立地存在着的,构成群落的基本单元是种群。通过种群间资源、空间和营养间的相互作用,形成有机复合体。因此,群落的定义,是指栖息于一定地域或生境中各种生物种群通过相互作用而有机结合的复合体。在实际研究中,根据研究客体的需要,常按区域分河口生物群落、沿岸带生物群落,也有按生物成分来分成浮游植物群落、浮游动物群落、底栖生物群落、鱼类群落、游泳生物群落等。不管以何种形式来定义群落,它主要强调了生物成员的独立性和群落功能的完善性,也即群落中为什么有那么多物种,物种种群是如何形成的,它们是怎样发生相互作用的,是受哪些因素所制约的等等。

#### 2. 群落结构与功能

根据群落的定义,群落是由许多相互作用物种种群协同进化基础上形成的,所以自然选择在决定群落的结构和功能上具有主导作用。各种群落的结构和功能特征上,都具有自然选择的痕迹。这里主要以游泳生物群落特征为主,介绍生物群落的特殊性和普遍性。具体说来,群落结构主要包括时间和空间分布等的物理结构和物种组成、相对丰度、多样性和演替等生物结构。根据组成物种的营养动态和世代构成特点,群落的功能决定了种群间有机联系方式。例如,沿岸带广泛分布的鰕虎鱼类世代结构以当年生和Ⅰ龄鱼为主,年龄结构简单,补充周期短,资源更新速度快。因个体小,多以小型底栖生物和浮游动物为食。在近海游泳生物群落中,属低营养级游泳生物。根据这种鱼类的再生产过程和营养动态,似乎它可形成较大的生物资源,然而在褐牙鲆和花鲈为中心的鱼类群落中,它又是许多主要鱼类的捕食对象。红狼牙鰕虎鱼与沿岸水域营养级鱼类的种间关系则又是另一种态势,它既是其他鱼类的捕食对象,同时它又直接摄食其他小型鱼类。因此,这些类群的游泳生物种群间彼此制约、相互影响着群落结构的稳定性。

#### 3. 群落基本特征

海洋生物群落是基于海洋水域特殊的生态环境及其物种选择与进化适应中,长期形成多种类组合体,进而发展成为有别于其他生物物种和种群的基本特征:

(1) 物种多样性(species diversity) 组成群落的物种数目及其物种的区系特征,以及物种名录、每个物种的个体数、生物量及其生态密度,它是进行群落多样性



特征研究的基本参数,也是有别于其他海洋生物类群的重要信息。

(2) 数量结构(numerical structure) 由于游泳生物的个体大小差别悬殊,如黄渤海水域的褐牙鲆、花鲈等鱼类的较大个体达 8000g 以上,而鳀的成鱼平均个体 10g。无论是仅按个体数,还是生物量指标,统计其群落组成种类的数量结构,均不能全面反映群落的数量特征。因此,在分析游泳生物群落数量结构资料中,须包括:

1) 生态密度(ecological density) 指群落中每一成员的个体数与生物量相对于样本总量的数量特征,并考虑因取样手段、样方大小、季节与工具等的相同误差。常以单位面积个体数和生物量,表示为个体数生态密度(number in ecological density; *NED*)和生物量生态密度(biomass in ecological density; *BED*)。

2) 优势度(Dominance) 在决定群落的结构和功能上,群落中各物种的生态作用是各不相同。优势种和从属种的划分主要根据组成群落的每一成员的数量指标,并考虑个体数生态密度和生物量生态密度的比例及其样方中出现频率等,常以相对重要性指标(index of relative importance; *IRI*)来确定。

$$IRI = (N\% + B\%) \times F\%$$

这里, *N* 和 *B* 分别为 *NED* 和 *BED* 的相对比例, *F* 为相对出现频率。

(3) 群落的时间格局包括季节变化和昼夜变化等。

(4) 群落营养结构(trophic structure) 营养结构主要描述群落中物种间捕食与被食等种间关系。这种关系常通过游泳生物个体的胃含物食谱观测以及以日粮指标为主的食物消耗量定量分析,确定群落内能量传递和物质转换关系。

#### 4. 群落生态多样性测度

群落生态学家一直关心的是鉴别群落类型和组成群落成员的种类和数量。通常,采用两种方法,研究海洋生物群落结构与功能。其一是群落结构的多样性指标的定量分析;其二是群落多样性指标的控制因素研究。对游泳生物组成的群落而言,多样性指标研究的方法主要按资源量、生物量或生态密度及其生态环境指标的相似性排序。这种方法把所采样本看成为按生态环境指标的连续生物谱结构。另一方法采用多样性指数。这里,多样性指数主要综合群落内资源量数据,归结为单个数量指标,描述群落内物种的丰富性和均匀性。相似性指数主要用来描述两两样方间的结构差别,它与互补性(complement)、相异性(dissimilarity)或距离指数(distance indices)相关联。

(1) 多样性指数(diversity indices)

1) Simpson 指数(Simpson, 1949)

$$D = \frac{\sum_{i=1}^s n_i(n_i - 1)}{n(n - 1)}$$

## 2) 曲线拟合

Gleason 指数 (Gleason, 1922)

$$D = \frac{S}{\ln N}$$

Margalef 指数 (Margalef, 1958)

$$D = \frac{S-1}{\ln N}$$

Menhinick 指数 (Menhinick, 1964)

$$D = \frac{S}{\sqrt{N}}$$

## 3) 信息论

Brillouins 指数 (Brillouin, 1951)

$$H = \frac{1}{N} \ln \frac{N!}{\prod_{i=1}^S N_i!}$$

Shannon-Weiner 指数 (Shannon & Weaver, 1949)

$$H' = - \sum_{i=1}^S \frac{n_i}{n} \ln \frac{n_i}{n}$$

丰盛度指数 (Gammon, 1976)

$$IWB = 0.5 \ln n + 0.5 \ln w + H'_n + H'_w$$

均匀度指数 (Pielou, 1975)

$$E = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

剩余度指数 (Patten, 1962)

$$R = \frac{H'_{\max} - H'}{H'_{\max} - H'_{\min}}$$

## 4) Hurlbert 相遇指数 (Hurlbert, 1971)

$$PIE = \left( \frac{N}{N-1} \right) \left( 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \right)$$

## 5) 生态距离指数 (McIntosh, 1967)

$$M = \frac{n - \sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}}{n - \sqrt{n}}$$

这里,  $S$  为样本中物种或种群的数量;

$K$  为样本或种群的分类数目;

$N$  为种群或群落的个体总数;

$N_i$  为种群或群落内第  $i$  种的个体总数;



$n$  为某一种群或物种的个体数;

$w$  为某一种群或物种的重量;

$n_i$  为第  $i$  个样本内某一物种或种群的个体数;

$P_i = n_i/n$ , 等于物种  $i$  在样本中的比例。

(2) 相似性指数(similarity indices)

1) Jaccard 指数(Jaccard, 1908)

$$JSC = 100 \times \frac{n_c}{n_i + n_j}$$

2) 百分比相似性指数(Whittaker, 1952)

$$PSC = 100 - 0.5 \sum_{i=1}^K |a - b|$$

3) Bray-Curtis 相异性指数(Bray & Curtis, 1957)

$$D_{ij} = \frac{1}{2} \sum_{t=1}^S |p_{it} - p_{jt}|$$

4) Pinkham 和 Pearson 相关系数(Pinkham & Pearson, 1976)

$$B = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^K \frac{\min(X_{ia}, X_{ib})}{\max(X_{ia}, X_{ib})}$$

(3) Euclidean 距离系数(Sokal, 1966)

$$d = \left[ \sum_{i=1}^n (X_{ij} - X_{ik})^2 \right]^{1/2}$$

此外,许多学者结合群落的物种组成、营养联系和数量特征等敏感指标,提出生物综合指数(index of biotic integrity; IBI),用以评价鱼类等游泳生物对环境质量退化和人类活动所引起水域生态系统受威胁程度与健康度。当仅有某一物种出现与不出现资料时,采用指标物种的分类是必需的,但难以反映其他因子对群落的敏感性以及环境的退化程度。运用多样性指数分析群落动态是一种常用的指标,但它取决于样本大小和取样工具的选择性;相似性系数等其他多变量统计方法可从数量指标中定量评价群落的结构与功能关系,但分析方法比较复杂,缺乏统一的研究方法和评价标准。IBI 是一个结合从个体、种群到群落、从生物学到生态学等多侧面的评价指数,并对环境质量的演变对生物有机体的影响均有较好的定量或定性描述。

IBI 主要包括 3 大类群落属性参数,取值于 12~60 之间,每项属性参数按 1~5 个级别评分(表 11)。它不仅广泛地综合了群落的结构和功能,还定量反映了群落的营养水平,包含了个体条件和种群属性,因而具有明确的生物学意义。其次,IBI 是一个较为灵活的指标参数,可用于多种生态系统类型和环境退化情形,如本地与工业废弃物排放等污染、沉积物通量、有毒化学物质排放及其他栖息地破坏等。

表 11 生物综合指数的测量指标

类 型	定量指标	取分标准 1~5
物种均匀度与组成	物种数 每一物种个体数 每一物种生物量 关键种相对比例	根据样方大小和类型,取值于 1~5 之间
营养结构	植食性物种比例 浮游动物食性物种比例 底栖生物食性物种比例 杂食性物种比例 肉食性物种比例	根据水域营养动力学参数,进行排序
资源量与状态	样本中个体数 资源密度 生物量密度 增殖放流及引进种类的比例 个体发育异常、疾病和寄生种类的比例	根据样方大小、取样工具的选择性、时空分布格局和种群的生长、繁殖与补充特性等

#### (四) 群落时空格局及其影响因子

与其他生物类群不同,海洋游泳生物空间活动能力和受生态环境要素的季节变化,具有明显的时空格局,即景观异质性。作为一种景观结构属性,海洋游泳生物动态变化对景观的功能与过程有重要影响。例如,异质性可以影响生物资源、物种或人类活动等要素干扰在景观上的流动与传播。异质性是在许多基本生态过程和物理环境过程,在空间尺度和时间尺度连续系统上共同作用的结果。它不仅体现在景观的空间结构变化上,而且也反映在景观及其组分在时间上的动态变化特征。

海洋游泳生物群落时空格局的动态变化,并非呈现连续和均匀分布态势,而是非连续型缀块结构。根据测定或取样单元的面积大小及其生态环境时空构型异质性,采用梯度格局分析,识别以游泳生物为中心的景观结构差异,是当前群落生态学研究的主要内容之一。在海洋水域,根据其物理结构和生态环境的时空异质性特征,Longhurst(1981)把生态系统划分为低纬度旋转地区、沿岸上升流、赤道上升流、高纬度地区、珊瑚礁、潮间带、深海等 8 个生态系统。同样,本节将从海岸带与内湾、河口、半封闭性内海、大陆架等 4 个生态系统,分析中国沿海游泳生物群落结构特点及其相关因素。



## 1. 海岸带与内湾

沿岸水域生态系统作为海洋与陆地相互作用和海洋生物多样性保护生物学研究的重要内容,已引起了国内外生态学界的高度重视,并以群落内生物资源结构分化、生物幼体各生长发育阶段近岸与远岸间转运机制和交替群落稳定性作为该特定生态空间的三大重要课题。

受海洋环境理化因素的影响,黄、渤海游泳生物群落分布形式主要为短距离、周期性洄游型,形成兼有印度-太平洋区暖水种(WW)、北太平洋区暖温种(WT)和冷温种(CT)等多种动物地理学复合区系镶嵌特点。其中,暖温种居首位,其种类比例超过 50%;暖水种次之,约占 1/3;冷温种最少。群落内多数在渤海出现的种类,均在黄海有记录;而在黄海出现的所有种类,并非在渤海均存在,说明渤海游泳生物群落与黄海密切相关,黄、渤海游泳生物群落是一个相对独立的结构单元。黄、渤海沿岸水域游泳生物区系成分随环境温、盐度变化呈现明显的季节更替节律。终年在沿岸水域均出现的黄鲫(*Setipinna taty*)、长丝鰕虎鱼(*Cryptocentrus filifer*)和长蛸(*Octopus variabilis*)等 3 种暖水种,其 NED 和 BED 占群落总量的 14.52% 和 11.44%;孔鲷(*Raja porosa*)、鰩(*Engraulis japonicus*)和日本枪乌贼(*Loligo japonica*)等 22 种暖温种, NED 和 BED 占 41.20% 和 39.01%;6 种冷温种——方氏云鲷(*Enedrias fangi*)、长绵鲷(*Enchelyopus elongatus*)、钝吻黄盖鲷(*Pseudopleuronectes yokohamae*)和石鲷(*Kareius bicoloratus*) NED 和 BED 比例为 0.99% 和 3.64%。累计以上 3 种周年出现的区系成分在黄渤海游泳生物群落重要性, NED 和 BED 分别占 56.71% 和 54.09%。因此可见,在黄渤海沿岸水域,游泳生物群落结构以周年常见种为主,暖温种成分构成 NED 和 BED 的优势成分。

在季节变化上,渤海游泳生物群落结构的时序动态可清楚地区分为 5~9 月的暖季组和 10~4 月的冷季组。前者主要为春、夏季沿岸水域温度由 15.22℃ 上升为 25.57℃,而盐度相应地从 28.06 下降至 26.52。届时,适合于低温高盐的种类,如黄鲫(*Setipinna taty*)、白姑鱼(*Argyrosomus argentatus*)、赤鼻棱鲷(*Thrissa kammaleis*)和带鱼(*Trichiurus japonicus*)等 52 种暖水种、鰩(*Engraulis japonicus*)、斑鲷(*Clupanodon punctatus*)和日本枪乌贼(*Loligo japonica*)等 38 种暖温种,长绵鲷(*Enchelyopus elongatus*)、钝吻黄盖鲷(*Pseudopleuronectes yokohamae*)和许氏平鲈(*Sebastes schlegeli*)等 30 种冷温种先后进入沿岸水域,进行生殖与育幼,以致群落结构较为复杂多样。在 10 月至翌年 4 月间,沿岸温、盐度的剧烈变化,形成年内低温高盐的生态环境。群落内暖水种和暖温种数量明显减少,生态密度显著降低。沿岸水域游泳生物群落结构的季节变化,直接原因是生态环境条件的空间缀块镶嵌的结果。黄海冷水团在成山角附近近耳形低温区的扩大和特定地形的影响,石岛东偏南区域形成封闭低温中心区,其两侧温差可达 4~5℃。这种局部区域生态环境要素的异质性分化,除暖水种比例随纬度降低而增加、冷水种则相反

外,暖季组内地理区域分隔的渤海沿岸和黄海南部至长江口邻近海域,群落结构的相似性较高;黄海北部则由暖温种占优势地位,分布于低温区的冷温种成分较其他区域为多。在10月至翌年4月间的冷季组内,受渤海海峡至龙口附近高温区的影响,莱州湾区暖水种比例显著比相邻区域要高达40.66%。另外,成山头南侧和青岛近海群落结构相似,冷温种比例略高。由此可见,沿岸水域游泳生物群落的空间分布规律既决定于生物本身生理发育阶段间行为适应特点,又受制于环境温、盐度场势的季节消长趋势,进而直接影响到群落空间分布的可塑性动态格局,形成彼此独立的纬向栖息地生态位的重叠与分化。在长江口、黄河口等河口区咸淡水水系交汇,往往形成较高的基础生产力空间,但物种数较相邻区域为少,并形成河口群落与沿岸群落在栖息地的交汇与过渡区域。沿着群落交错区的边缘,多以短生命周期游泳生物和其他生物幼体为主要成分,形成镶嵌性群落结构。

运用多种群落多样性指数与周期函数分析,可见黄渤海沿岸水域多数生态环境要素与群落多样性指数均呈现为典型中纬度暖温季节单周期变动型。其中,春、夏季高温多雨,气温高于水温;在秋、冬季水温高于气温,沿岸水域低温高盐。在众多群落多样性指数中,时序动态可见4种基本形式:①物种数、 $NED$ 、 $BED$ 、 $IWB$ 、 $D_n$ 、 $H'_b$ 、 $D_b$ 等为单周期型,最小值位于冬季,夏季则逐渐接近于最大值;② $PIE$ 、 $\alpha$ 、 $H'_n$ 为多峰型,这种对环境条件敏感型季节波动反映了沿岸水域内不同生活史阶段生物群体季节分布的不均匀特征;③ $J_b$ 为单、多峰复合型,3、7、11月间处于较低值期,5月和9月取得较大值;④ $J_n$ 逐月变化无明显周期存在。由于所有这些群落多样性综合指数是游泳生物对环境条件适应结果,可清楚地反映群落结构的时序动态特征。在非生物环境要素内,控制游泳生物群落结构的主成分因素是环境水温。由于水浅,气温与水温间的时滞效应小于远海,两者季节间变化规律极为相似,而秋、冬季冷空气侵袭和降水时间较短,加上海洋物理学过程在沿岸与远岸间的频繁相互作用,对沿岸水域生物群落稳定性影响较小,只在短时间内可能成为生物群落的非生物限制因子。与相邻生境的群落多样性特征指标相比较, $IWB$ 自渤海辽东湾至黄海区段内相似的生态系统,如河口型与内湾型均呈现为随纬度逐渐增加的趋势,而 $H'_n$ 与 $H'_b$ 空间差异因季节性变异较大。

## 2. 河口

长江口水域是一个邻接咸淡水,连通黄、东海的复合生态系统,也是一个地质地貌复杂、理化要素多变、生物生产力较高、生物多样性高、生态系统结构多样、功能脆弱的生态景观。与其他生物群落交错区(ecotones)或过渡区(transitional area)相比,河口区永久性生物种类是较少的。其主要原因是那里的生态环境条件变化无常,主要是盐度变化太大,以致只有少数几种生物能够通过生理适应,以保证它们能在那里生存;其次是河口存在的地质年代不长,不足以发展出一种完全的河口动物区系。近年来,长江流域大规模开展建设一系列生态工程,势必影响到河口及



邻近海域,这种影响可以在游泳生物群落结构和功能上显示出来;同时,河口区生态环境的变化,也会随游泳生物的空间分布动态格局和生态环境的时空扩散与波动,影响到相邻海域。

就海洋鱼类对长江口等典型河口区生态环境的适应能力而言,除了环境水温以外,淡水径流量及其盐度的变化,是河口游泳生物群落多样性特征的主要控制要素。根据对河口盐度的适应,可将其归结为海洋动物、淡水动物、半咸水动物和洄游性动物等4大类。

(1) 海洋动物物种数较多。根据它们对海水盐度的适应能力差异,可区分出狭盐性(stenohaline)和广盐性(euryhaline)两种。前者为典型的海洋动物,它们不能或者很难耐受盐度的变化,通常局限于生活在盐度为30或更高的河口外;如长吻鲛在长江上、中、下游和河口均有分布,在整个河口鱼类群落结构中综合丰盛度居第13位。后者可耐受低于盐度30、并可深入到河口,少数能耐受盐度3的区域。从个体数指标来看,仅有0.7%的个体分布在盐度小于5的区域,78.2%的个体分布在盐度大于30的测站内,说明海洋广盐性种类仍以盐度30左右为主要分布环境条件。

(2) 淡水动物对盐度的耐受能力通常不超过盐度5,并主要分布于河口区以内。其中许多种游泳生物在长江口生殖、育幼和索饵。仅鱼类就有17种,占全群聚的16.7%。种类虽不多,但数量极丰盛。在9个优势种中该类型就占7种,以银鲴最为丰富,足见该类型在长江口鱼类群落中占举足轻重的地位。

(3) 半咸水动物对盐度的适应范围主要在5~30以内,但不能生活在淡水或全部海水中。在长江口区此类动物主要包括凤鲚和前颌间银鱼等,个体小,数量丰富,是该区重要优势种。虽有它们具有一定的洄游特性,但空间活动范围较小,一般不超过河口外。另外,鲈、鲻和花鲈等多栖息于近岸浅水区,为沿岸定置网等群众渔业的主要捕捞对象。

(4) 海、淡水洄游种是一类往复于海洋与河流的过渡性动物,但其生活史的一部分往往在某一水域度过。根据游泳生物生理发育阶段群体在淡水与海洋间的转运过程,可划分为溯河性动物和降河性动物。从海洋到淡水进行生殖洄游的鱼类,如中华鲟、刀鲚、鲥鱼和暗色东方鲀等,为溯河性鱼类;从淡水到海洋进行生殖活动的鱼类,如日本鳗鲡等,为降河性鱼类。

综合游泳生物群落多样性指标与长江口及邻近海域温、盐度和径流量的依存关系,卢继武等(1992)认为物种数与河口水文环境相关关系不显著,个体数和重量指标受河口环境影响较为显著,但显著性水平不尽一致。以游泳生物个体数分布对河口水文环境的适应,可见广盐性海洋种与径流量和水温成正显著相关( $p < 0.01$ ),与盐度成负相关( $p < 0.05$ ),说明高温、低盐、丰水有利于该生态类型个体数量的增长,即秋季较适合于该类群补充群体的生长发育。对于半咸淡水种来说,个体数与径流量和温度成负相关( $p < 0.05$ ),与盐度成正相关( $p < 0.05$ ),低温、高

盐、枯水有利于该生态类群游泳生物的个体数增长,即春季为该类群生物繁殖发育。依据重量指标,仅海洋种对河口水文环境密切相关。其中,海洋广盐种与温度和径流量成正相关( $p < 0.01$ ),与盐度成负相关( $p < 0.05$ ),可见高温、低盐、丰水季节对该生态类群重量增长有利,即为夏、秋季。对海洋狭盐种类来说,重量与温度和径流量成负相关( $p < 0.01$ ),与盐度成正相关( $p < 0.01$ ),说明低温、高盐、枯水期的冬、春季较适合于该类群生物生长发育。

### 3. 半封闭性内海

渤海作为我国专属的半封闭性内海,经历了长时期的开发利用,已明显出现了功能退化和渔业资源衰退的迹象。在组成群落的物种结构上,暖温种最多,占 57.98%;暖水种其次,占 28.57%;冷温种最少,占 13.45%。与黄海、东海和南海相比,渤海是我国海洋鱼类物种数种类数最少、冷温种比例最高的海区,因而表现出典型的北太平洋东亚亚区生物区系特征,即偏于暖温性和暖水性,缺乏典型的热带种和高纬度寒冷海区的冷水种。在季节序列上,渤海鱼类群落多样性综合指标的逐月动态,存在明显的单周期特征。冷温种种数和 *BED* 高峰值发生在秋、冬季;暖温种和暖水种种数、*NED*、*BED* 变化规律基本一致,春季 4~5 月份渐增,至 8 月份达到最高峰,尔后迅速下降。根据个体数、生物量和季节性出现频率等指标统计的物种相对重要性指数 *IRI*,确定渤海鱼类群落优势种成分由黄鲫(*Setipinna taty*)、黑鳃梅童鱼(*Collichthys nivealus*)、鲚(*Engraulis japonicus*)和小黄鱼(*Pseudosciaena polyactis*)等 31 种鱼类为群落优势种。群落季节间持续性较高(*ISTR* = 0.810 5)。从 20 世纪 80 年代至 90 年代的 10 年间内,鱼类群落物种数、*NED*、*BED* 分别下降 38.66%、35.46%、46.10%。第一优势种由 1982~1985 年间的黄鲫变为 1992~1993 年间的鲚,反映了生态系统功能的退化,即生物多样性组合指数的降低和优势种成分的营养级升高。以春、夏、秋、冬季等 4 个季度月资料比较 10 年间隔群落动态可持续性特征,表明 20 世纪 80 年代 *ISTR* 为 0.679 2,到 90 年代变化为 0.590 2,可见渤海鱼类群落动态可持续性具有年间降低的趋势。然而,以个体平均重量分析群落的优势个体结构,冬季月份大股鱼群游出渤海,仅有少量鱼种成体滞留于渤海中部深水区,以及春季产卵群体的补充,致个体尾均重较全年要高。在夏秋季节的 8~10 月,群落内当年生幼体,暖温种鲚和暖水种黄鲫等小型个体成分为优势成分,致个体尾均重为全年较低值。两阶段的尾均重变化趋势十分相近( $r = 0.839\ 4$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.01$ )。除游泳生物群体差别外,物种数与环境水温关系成显著负相关( $r = -0.8473$ ,  $p < 0.05$ ),与盐度成正相关,但关系不显著( $r = 0.427\ 7$ ,  $df = 11$ ,  $p > 0.1$ )。

依个体数和生物量指标,运用因子分析的方法,解析渤海鱼类群落时空格局动态(朱鑫华,1996、1998)。结果表明,同一时期的不同月份间,鱼种数越多,第一主成分代表鱼种亦越多,表明某一站区内相关关系较为密切的鱼种 *NED* 也丰富;同



样,当鱼种数增加时,公因子数亦增加,相关关系较为密切的鱼种空间组合更为多样。根据主成分特征鱼种 *NED* 结构及其在渤海各区内分布规律,可将渤海水域聚合为莱州湾、辽东湾、渤海湾—渤海中部等 3 种空间类型;冬季 2 月群落次要成分的空间分布几与 20m 等深线平行。随着水温的升高,群落主成分鱼种逐渐向沿岸内湾和河口湾处推进,春、夏季(4~7 月)间,在辽东湾部分测站和渤海湾近岸测站区域,形成主成分代表鱼种的 *NED* 集中分布区。一旦水温下降,此主成分鱼种随即进入深水区。根据生物量指标解析渤海鱼类群落结构特征,结果表明除了鱼种数影响主成分因子数外,*BED* 数量指标的逐月变化亦作用于主成分特征数的状态值( $r=0.7974$ ,  $df=10$ ,  $p<0.00$ )。在冷季和秋季月份,渤海海峡深水区出现 *BED* 集中分布区,其水深除个别调查测站小于 20m 外,大部分区域均大于 30m,这与鱼类周期性进入和游出渤海这一过程有关。其余月份,辽东湾和莱州湾则为多种主成分代表鱼种生殖和育幼的主要栖息空间,而呈现 *BED* 高值斑块分布区。受渤海沿岸流和淡水径流系统的影响,其数量分布几与等深线成反比例,即水深愈深,主成分鱼种越多。自 20 世纪 80 至 90 年代期间,鱼类群落内优势种数量相近,但它们的生物量指标下降了 2/3,导致优势种种间更替迅速,较少优势鱼种拥有原有的生态空间,其分布更为均匀。

#### 4. 大陆架

大陆架及大陆斜坡是一个特殊的海洋生态系统。在世界范围内,小于 200m 水域占海洋 7%、体积占 0.2%,却向人类提供 90% 的海洋动植物蛋白质来源。随着水深的增加,海洋环境的稳定性亦趋于提高,但以基础生产力为代表的营养来源也呈现稳定下降的趋势。我国毗邻的大陆架水域包括黄海、东海和南海等,受长江和珠江等江河入海径流的影响,其外受黑潮、台湾暖流等潮流以及上升流系统的制约,往往形成生物生产力集中分布区,为多种海洋生物资源的繁殖、育幼、索饵等生态学过程提供了极为重要的栖息地,并由此形成快速、高效的含能物质循环和营养获取的生态学空间,生物生产、消费和转运过程复杂。在大陆架范围内,其生命形式的高度多样化,水深变化明显,以游泳生物为目标类群的群落生态学特征,越来越受到国内外科学家和政治家的高度重视,并与各沿海国家维护领土权益、有计划地开发利用专属经济区等海洋国土资源的重要战略相关联。

就大陆架及邻近海域游泳生物群落的时空格局来说,沈金鳌等(1987)、费鸿年等(1981)、邱永松等(1988)先后对东海和南海水域进行了研究。在水深 120~1 085m 的东海大陆架外海水域,优势种结构、种类重量比例相似性指数、群落多样性指数  $H'$  和  $D$  等指标分析结果表明,该区域鱼类群落分类现象随水深变化十分明显。例如,以日本翅鲨、黑鳍大眼鲷、竹荚鱼、带鱼等鱼类主要栖息于 150m 水深区域;短吻角鲨、长颌水珍鱼、肋谷软鱼等鱼类分布范围几乎局限于 150~400m 水域;冬银鲛、巨口鱼、瓦氏眶灯鱼等主要分布于 400~950m 水深区域。多样性指数

$H'$ 变化于0.97~3.83,这与南海北部1.4~4.4略有差别,反映出群落结构随地理纬度变化的规律。在季节差异上,南海北部6月份 $H'$ 最大,为3.42;秋季10月平均3.08。冬、春季 $H'$ 的空间变化规律是随水深而增加,夏、秋季则相反。研究结果表明,南海北部鱼类群落内物种数丰富,但单种生物量较低;个体小,生长快,繁殖季节长,但生命周期短;其空间扩散范围明显小于东海和黄渤海,仅作往复式近距离移动,没有明显的集群洄游过程,决定了热带与亚热带海洋水域游泳生物群落结构的复杂性和多样性。

## 七、底栖生物

### (一) 海洋底栖生物及其环境

狭义的底栖生物是指海底底栖生物,如穴居动物、钻孔动物,而广义的底栖生物是指与海底生境有关的生物,包括了底下和底上生物,底上生物黏着在坚硬的基层上大部分在水体中,如海藻、帽贝、海百合、珊瑚等,一些游泳能力很强的动物,如扇贝、虾等也都是重要的底栖生物,间隙生物则在沉积物颗粒之间的空隙中生活,如有孔虫。

底栖生物可根据其体长分为大型、小型和微型底栖生物。大型底栖生物指体长大于等于0.5mm的底栖生物,小型底栖生物体长小于0.5mm大于0.1mm,微型底栖生物体长小于0.1mm。

沿岸深海生境属生产力最高的海洋环境。丰富的营养供给受陆源流入和大量沿岸浮游植物两方面的影响,成为许多迁移性种类饲育和繁衍的场所。丰富的营养供给和捕食者的大批迁移,使被捕食者数量增加,随后又因捕食者数量增多而使被捕食者数量急剧下降。同时,也引起资源的迅速枯竭和激烈的种间竞争。因为这些进程十分强烈,并且这样的生境又易于被生态学家考察,因此有关海洋生态进展的大部分资料都来自于这些生境。

海底沉积物的物理化学性质直接影响着底栖生物的类型和活动。仅由鹅卵石构成的沉积物缺乏摄食沉积颗粒的动物所需要的食物,而仅由细小颗粒构成的沉积物环境又不能为大型的和密集生活的动物提供稳定安全的生活空间。

为了在沉积物中移动,底下生物必须能够转移沉积颗粒。穴居生物具有流体骨骼,充入液体后可以变硬膨胀以便身体向前扩展。这种沉积颗粒转移方式适用于穴居的软体动物、多毛类环节动物、星虫等。穴居的另一种模式以坚硬的结构为基础,靠肌肉运动来移动。许多甲壳类通过特殊的铲状附加物挖进底土,无关节的腕足类动物使用复杂的肌肉组织交替挖掘,在沉积物中旋转两个相反的壳瓣。间隙生物依靠简单的身体设计、黏液吸管和钩子生活在颗粒间的狭小区域,其移动范围较小,从而进化出蠕虫一样简单的外型。细长的身体增加了表面积,利于有机物



的吸收。

颗粒有机物通过三个途径被降解。破碎是指大颗粒碎裂成小颗粒;过滤是指从曾经生活的生物体中除去溶解物质;分解是指颗粒有机物被微生物利用的过程。在潮间带环境中许多降解由海洋真菌引起。微生物可直接作为底栖生物的食物,同时也帮助分解微小有机物质,这些有机物质也是潜在的食物来源。

## (二) 主要的海洋底栖生物门类

海洋生物的多样性非常奇妙,这一点在海洋无脊椎动物中尤为明显。如果去一个潮间带水坑,不用费多大气力,你就会发现诸如蜗牛、各种蠕虫、海星等,甚至更多!更不用说各种植物了。

进化上的改变引起生物形态与行为复杂性的演化。有些生物仅由单细胞构成,形体不可能很复杂,体积也不可能很大。有些生物仅是一些细胞组成的群体。有些种类出现组织分化,这为不同组织拥有不同功能创造了条件。较复杂的生物体内则出现了器官,它们分别由一些不同的组织构成,器官又可以进一步组成系统。

在躯体对称方面也可以发现不同生物间复杂性与进化程度上的差异。一些无脊椎动物呈轴对称,没有真正意义上的前后之分,如海葵能从各个方向捕捉食物。与之对应,大多数动物左右对称:它们不单有上下之分,还有前后之别。能进行方向性运动,当躯体前部移动时需传递信息,因此左右对称的生物常具有一个带有感觉器官的头部。

以下简单介绍主要的海洋底栖生物门类。

### 1. 原生生物界

原生生物既非动物又不属植物,它是营自由生活的单细胞有机体,分裂生殖,已知种类约 30 000 种以上,包括变形虫、纤毛虫等。它们在沉积颗粒间的细孔水中分布丰富,并黏附到沉积物与其他坚硬表面。大多数以微小颗粒有机质或细菌为食,有些是食肉性的,以其他原生生物为食。

变形虫类包括裸变形虫、碳酸钙质骨骼的有孔虫及硅质骨骼的放射虫。变形虫能形成突起或伪足以包围和吞噬食物。有孔虫能建造漂亮的碳酸钙小室,小室也可以装饰上刺,以阻止捕食者吞食。放射虫具有坚硬硅质骨骼与细长的伪足,能从躯体中央延伸到外面。

纤毛虫躯体较长,细胞膜外侧着生纤毛,纤毛摆动推动身体前进。几乎所有的海洋环境都发现有纤毛虫,而在沉积物的缝隙中尤其丰富。

鞭毛类也是躯体延长,但它是靠一根或数根鞭毛而不是许多纤毛来推动躯体运动。除运动方法外,鞭毛与纤毛很相似。

## 2. 海绵动物门

海绵是一类无器官构成的极为简单的多细胞动物,约 5 000 种。海绵内部由孔、沟、小室组成水系统,领细胞排列在小室周围,驱动水流过整个系统。由于数量繁多的领细胞的驱动,废水被集中起来,以很高的速率从出水孔流走。许多种类体积较大并有独特形状,如蓝海绵高达 1m。有些海绵还能分泌钙质或硅质骨针。海绵通常有几种特化类型的骨针,可通过骨针来鉴定海绵。

海绵既能进行无性生殖又能进行有性生殖。群落能通过无性生殖沿某一表面延伸。结构的相对低级使群落能够向各个方向蔓延。海绵也能产生结合子,这些结合子通常保留在体内被游离精子受精。海绵是捕食者较易捕获的目标,但有些种类含有对攻击者有害的毒素,特别是一些热带海绵,能产生腐蚀性物质。

## 3. 腔肠动物门

腔肠动物多数茶杯状,口肛单孔,围绕一圈触须。触须周围排列着刺细胞,刺细胞带有刺丝囊。接触到猎物后,刺丝囊外翻,黏液或倒钩投向猎物。触须将猎物拉入消化道消化。消化了的物质穿过肠壁,未消化物质由口部排出。

腔肠动物生活史有两个基本阶段:固着生活水螅型与游泳生活的水母型。腔肠动物门已知有 9 000 种,分为水螅纲,钵水母纲和珊瑚虫纲。

水螅是最简单的腔肠动物,大多有复杂的生活史,固着型与游泳型交替。固着型可由捕食部与生殖部构成。有些水螅矮树丛状,有些则呈层状,固着在岩石或海草上。

钵水母纲是真正的水母。它看起来像水螅纲的水母阶段,然而其消化腔更复杂,体积更大,体表分布着感觉器官。它的生活史一般无固着阶段,水母产生结合子,经胚胎发育成幼虫,幼虫直接发育成水母。有时也有一个简化的固着阶段,通过无性生殖产生水母。

珊瑚虫纲包括海葵、珊瑚与海扇子。只有水螅型阶段。多数珊瑚分泌碳酸钙形成巨大的带枝骨骼,其复杂的多样性使珊瑚礁拥有美丽的外观。

## 4. 扁形动物门

扁形动物已知 12 000 种。左右对称是扁虫在进化上的一个飞跃,意味着身体连续向前运动成为可能。与腔肠动物不同,它有差异明显的器官,它的组织与器官由三个胚层发育而来。

自由生活的扁虫通常有一个肌质咽,可翻出体外吸取猎物中的流质食物。它具有带有盲端的消化腔,未消化食物需从口部排出体外。它通常生活在裂缝中、岩石下及光秃的沉积物表面。

海洋吸虫寄生在许多脊椎动物与无脊椎动物中,许多吸虫有一个阶段侵入软



体动物或环节动物,然后产生自由个体进入水中,再侵袭鱼等的皮肤,其幼虫侵入无脊椎动物体内。

## 5. 纽形动物门

纽形动物是体长而扁平的肉食性动物,已知 800 种以上。它具很强的收缩能力,有些种类长达 10 余米,能快速收缩为几厘米长。它与扁形动物相似,体外都具纤毛。代表物种带虫运动靠纤毛的摆动或体壁肌肉的收缩。带虫不动时,吻缩入与口部分隔的小腔,即吻腔。当发现猎物时,肌肉收缩吻腔并伴随着流体压力,使吻弹出,通常伴随着探针刺伤猎物放出毒液,吻也能将食物拖至带虫的口中。

## 6. 线形动物门

线虫是分布最广泛的海洋无脊椎动物之一,每平方米淤泥中约含数百万个。世界已知约 12 000 种。体长通常小于 3mm,躯体圆柱形,外有坚硬表皮,在生命周期中蜕皮 4 次。区别于扁虫与带虫,线虫只有纵肌。

线形动物有各种各样的取食习性,所以它们的齿与口中透过坚硬表皮伸出的棒也各不相同。有些种类能刺穿藻细胞吸取液汁,有些能取食微小的无脊椎动物。有些种类吞食淤泥,从沉积物中吸取有机质。

## 7. 环节动物门

环节动物在淡水和陆地主要是寡毛类,在海洋中则主要是多毛类,已知约 12 000 种。体分节,消化器官、生殖器官、附肢等在各节重复出现。多数种只有头节和尾节与其他体节不同。环节动物分为多毛纲、寡毛纲与蛭纲。多数体壁由外表皮与内表皮构成,其下是环肌与纵肌,肌肉的收缩能改变体节的形状。对多毛类,肌肉的运动使侧足运动,从而使躯体爬行。肌肉收缩伴随着侧足与刚毛的伸缩。寡毛纲(如蚯蚓)无侧足,靠刚毛的运动在沉积物中挖洞。蛭纲缺乏体外毛,但有吸盘,靠体壁肌肉的收缩来移动身体。

环节动物能适应广泛的生态环境。许多自由生活的物种或特化为肉食性,或取食沉积物。该类群有的生活在管中,有的在沉积物中挖洞。许多种类在管中生活,却将取食器官伸到水体中收集浮游生物。

## 8. 星虫动物门

星虫动物仅 300 余种,体不分节。生活在软泥与岩缝中,沉积物中有机质为食。可利用体腔中的流体压力突出翻吻,翻吻顶部带有枝状触须利于捕食。

## 9. 须腕动物门

该类群非常奇特,其特点与我们传统的动物学知识不同。它们仅有 100 多种,

且近年来才被发现。通常为细长的虫体。其头部有时生有约 200 条触须伸入水中,这部分与躯干部有明显区别。躯干前半部生有若干圈与环节动物刚毛相似的硬边。第三部分分节,每节有几个类似刚毛的硬棒。硬边与硬棒的存在使它能将自己固着在管上。

最显著的特征是消化腔。多年来,人们认为它仅靠吸取溶解在水中的有机质为食。最近发现,其躯干的一部分含大量的共生细菌。它可以消化细菌或以细菌遗漏的可溶物质为食。近来,在洋底火山口附近发现了该类群大量的亲缘物种。这类蠕虫状动物被提高到门的水平,个体体长可达 1m,直径 1cm,能分泌 2m 长的管道,体内也有共生细菌。细菌靠该类群循环系统释放的硫化物进行化学合成。其形态显示该类群与环节动物在进化上有一定的亲缘关系。

## 10. 软体动物门

软体动物是最成功的动物门之一,世界已知 100 000 种以上。该类群主要有:单板纲、腹足纲、双壳纲、头足纲、多板纲和掘足纲。

双壳纲动物有两壳,水经水管流过腮或栉腮。挖洞双壳类因挖洞速度不同其壳形状各异。快速挖洞者壳光滑而延长,行动速度慢者壳钝圆并有附着物。

腹足纲的典型特征是扁平状足与螺旋形壳。在壳内,柔软的躯体扭成一团,使肛门开口于壳惟一的出口,这一特征为腹足纲所特有。植食性蜗牛具成排的齿以刮取黏附在岩石表面的微型藻类。肉食性种类的齿则少而大。

头足纲包括鱿鱼、章鱼等,在神经组织与行为复杂性方面代表了无脊椎动物演化的最高水平。它具带吸盘的足用以捕食,是海洋中重要的捕食者,通常生活在岩缝中。

掘足纲仅 200 余种,通常小于 10cm。生活在泥沙中,以有孔虫及其他小型动物为食。多板纲动物常生活在坚硬底层,被套腔上覆盖着 8 个分节的背板,取食黏附在岩石上的微藻与海草。

## 11. 节肢动物门

节肢动物门是现存生物中种类最多的一门,世界已知 1 000 000 种以上,包括甲壳动物、昆虫、蜘蛛、千足虫、蜈蚣等。体分节,通常由头胸部和腹部构成;具分节附肢。它有外骨骼,阶段性蜕皮以生长或变态。海洋中主要是甲壳动物,而世界上种类最多的昆虫,在海洋中却十分少见。

三叶虫的三叶是指代表此类群特征的三部分:头、胸、尾。它们结构简单且远未特化,在古生代末期灭绝。

有螯肢亚门包括鲎、蜘蛛、陆生蝎子、海蜘蛛。躯体分为两部分,第一部分具六对附肢,第一对由螯肢构成,这一点与其他海洋节肢动物不同。肢口纲体长可大于半米,有一长的尾刺。海蜘蛛则小得多,有四对步足,许多种海蜘蛛无螯肢。



甲壳动物亚门是海洋节肢动物最大的类群,约 50 000 种,包括龙虾、蟹、桡足类、虾。十足类(龙虾、蟹)有 5 对附肢,但每个类群特化情况不一样。许多种类躯干的后部划分为截然不同的区域称为腹部。蟹的腹部弯曲,或多或少地与躯干部融合;而小龙虾的腹部有用以呼吸与孵卵的附肢,还有两对扁平的尾肢,能弯曲并使躯体快速向后运动

甲壳动物有各种各样的生活习性,例如,营掘洞生活的虾居住在一系列内部相互关联的洞中,有时在沉积物表面 1m 以下。背腹扁平的等足类与片足类居住在硬表面与裂缝间。蟹与龙虾在海底表面靠步足运动,靠后面附肢的快速拍打来跳跃。还有浮游生活类群。

藤壶是甲壳动物最为特化的代表。幼虫营浮游生活,具典型的甲壳动物特征,而成虫营固着生活并被一系列的碳酸钙板封闭,居住在岩石上或其他无脊椎动物壳上,珊瑚骨骼中,甚至鲸的皮肤上。

## 12. 触手冠类动物

触手冠类动物包括苔藓动物门、腕足动物门、帚虫动物门。它们有共同的圈状结构触手冠,用以取食与呼吸。触手冠长有纤毛,取食以浮游植物为主的悬浮食物。三个门类在系统演化上的亲缘关系可能是个错觉,它们的相似性更有可能是取食结构趋同演化的结果。

(1) 苔藓虫动物门 该类群约 4 000 种,广泛分布在硬质海底表面,主要在浅海。在石质珊瑚、岩石表面,甚至海草的茎上分布尤其丰富。该类群以悬浮物质为食,纤毛运动产生的水流把悬浮微粒带到触手冠,再进入口部。

苔藓虫的群落有三种形态:片状群落,直立形群落及由匍匐枝连接的数个单元。

(2) 腕足动物门 现存腕足类可看作是古生代最为兴盛的腕足类的后裔,仅有 300 多种,生活在隐秘的珊瑚礁区域、某些高纬浅水区及深水区。主要营固着生活,暴露在较硬的洋底表面。

腕足类与双壳类软体动物相似,有两个钙质壳。但腕足类的两个壳各不相同,通常一个有孔,茎穿过孔与洋底接触。所有腕足类都有一环绕的触手冠,分为两个对称的部分突出在外面。触手冠的纤毛运动产生水流,带着颗粒经两侧开口,穿过触手冠的两部分汇集在中心区域。水及未消化的颗粒通过两壳间的中央水流排出。

(3) 帚虫动物门 帚虫类在美国西海岸的平整沙面上数量丰富,约 10 种。羽状触手冠突出于沉积物表面,捕捉食物的方式与腕足类相似。

## 13. 棘皮动物门

棘皮动物仅在海中生活,约 6 000 种,包括海星、海胆、蛇尾、海参及海百合。

在有器官水平的无脊椎动物中,只有棘皮动物的成体呈辐射对称,五个步带区自中央口部向外辐射。棘皮动物的运动与取食都依靠其水管系统,它用水压操纵许多管足,管足协同伸缩,使身体得以运动与捕食。如海胆与海百合的管足仅用来取食而不用运动。

海星在海洋中普遍存在,几乎全为肉食性,可攻击它接触到的任何生物或捕食特定种类,有的甚至攻击其他海星。身体有一中央圆盘,几条臂从此向外辐射。海星的再生能力很强。海胆在海底表面生活,或在沙中掘洞,以沉积物或悬浮物为食。身体通常覆盖着刺和叉棘,用以抵御捕食者。海胆有一个显著的颚状结构,由特化的小骨经韧带相连而成,由肌肉带动它运动,能从坚硬的表面撕裂海藻或磨碎微型藻类。

海百合躯体杯状,覆盖着羽枝的臂向上伸展,羽枝又被管足覆盖。它们能在岩缝间出入,常于夜间在海底表面捕食。海百合如今多生活在深水,而在古生代却是浅水生物的主要统治者。

海参有退化的小骨,使它显得柔软易弯曲。海参有一对独特的树状呼吸鳃,运动要靠体壁肌肉的收缩与管足的协助。海参对天敌的反应是排出内脏,即口部或肛部破裂排出几乎所有的内脏器官,然后能逃避并再生。热带海洋的海参还能靠分布在体表的高毒物质抵御天敌。

蛇尾纲种类的个体通常很小,圆盘与臂明显不同。肌质臂非常柔软,推动个体沿沉积物表面运动。由于其臂比海星的更柔软,因此它运动起来要快得多。它们的食物有悬浮生物、沉积物等。

#### 14. 尾索动物门

尾索动物门包括各类海鞘,约 1 200 种。海鞘几乎分布在任何海域较硬的海底表面,在海底生物中处于优势地位。它们体形桶状,顶部有一个进出口虹管,躯体外部有时包被着坚韧的纤维素外衣。为抵御捕食或其他危害,有些种类能积聚重金属毒素,甚至能分泌硫酸。

海鞘与脊椎动物有较近的系统发育关系,其幼虫与蝌蚪相似,具躯干部与尾部,由于尾索的存在而使尾变硬,有背部管状神经。该类群还具鳃裂。这些都是脊椎动物胚胎所具有的特征。

#### 15. 海藻和海草

多数海洋博物学者倾向于将注意力集中于海洋动物,诸如鲸、蟹等生物好像更能引发人们的想像力。然而,潮间带与浅的潮下带海床上通常覆盖着海藻、海草。这些植物不但自身美丽,而且也是海洋食物网的基本组成部分。在多石的海滨,海藻非常丰富,是营植食性生活的海胆与蜗牛及其他种类的食物源。

大型藻类有绿藻门、褐藻门和红藻门。绿藻有与高等植物相似的光合色素,也



有同样的贮存产物——淀粉；实际上，绿藻门的类群可能是高等植物的祖先。褐藻都在较低的潮间带与浅的潮下带占统治地位。褐藻含有藻胶，它是用于供人们消费的许多食物及其他产品的胶剂。许多种类褐藻可提取藻酸盐，用于牙膏、药丸及调味汁。红藻有不同形态，固着器可由单个细胞构成，也可由许多细胞构成。在热带海洋，有些珊瑚状藻类细胞壁上分泌碳酸钙，可抵御波浪，并能在太平洋珊瑚礁的迎风面形成 1m 多高的红藻背脊。红藻通常生长很快，有些种类含有在食品生产方面具重要价值的物质。角叉菜胶用于浓缩食物（如奶酪、冰淇淋、牙膏）。琼脂用作供菌株生长的培养基。

海草分布在较浅的温带、亚热带及热带水域。海草大部分种类倾向于生长在相对平静的软底环境。它们的最大深度受光影响，浑浊的环境对其生长不利。海草是有花植物，很可能起源于陆生植物。但其花很简单且退化。

## 16. 底栖微生物

细菌和真菌等微生物也在海床上普遍存在。有些微生物可进行光合作用，许多能够通过分解有机质获取养料。因此，在分解过程中它们显得非常重要。

硅藻普遍存在于潮间带岩石、软质海底及浅水海床上。在潮间带沙平面上通常可以看到一片金褐色的硅藻。硅藻是真核生物，主要是无性生殖，大部分以单体形式存在，有些则营群落生活。有些潮间带硅藻类群在正午移到沉积物表面以下来躲避干燥环境。

细菌是海洋中数量最多的生物。它们是原核生物，以单细胞或群落方式存在，通过细胞分裂来繁殖，可自由生活在水体中，黏附到水中或沉积物的颗粒上，或在沉积物的水管中发现，还有大量的细菌分布在海洋动物的肠道内。大多数细菌是异养生物，在海洋有机质的分解过程中起重要作用。这些细菌可以通过细胞壁吸收溶解的物质，如糖分。它们也能向外分泌酶。有些细菌能黏附到颗粒上并产生网状物，使酶更为有效地分解有机物质。

蓝细菌是广泛分布的原核生物，既能以自由生活方式存在，又可与海洋底栖生物共生。它们能进行光合作用，许多种类能固氮，通常是多细胞的，以长的或分支状的丝状体存在，喜欢缺氧环境，通常分布在海滨岩石上部或捕食动物不常到达的泥质平面。

真菌有的为单细胞有的为多细胞，在海洋中普遍存在。通常是异养生物，在植物分解中起重要作用。真菌通常细丝状，可分解有机物，如腐烂的海草。

## （三）海洋底栖生物的营养转换

底栖生物的取食类型十分复杂，不能概而论之。以下仅为一些常见的捕食类型或底栖生物常用的摄食方式。

悬浮物摄食者取食水中的各种颗粒,包括以细菌为食的海绵,以浮游植物为食的双壳类软体动物,以浮游动物为食的珊瑚虫和海百合等。沉积物捕食者摄取沉积物中的有机质,包括一些双壳类软体动物、多毛类环节动物、海黄瓜、甲壳类动物。植食性动物取食海藻和海草等,包括:海胆,一些底栖的鱼类和多毛类环节动物。肉食性动物捕食:蟹类、鱼类、海葵和纽虫在内的其他动物。食腐动物取食尸体和其他动植物的残余物。许多沉积物摄食者也是食腐动物。

沉积物摄食者摄食沉积物质并从中获取营养的动物。它以各种各样的方式摄食,其方式与生物系统发生、生物生活环境有关。颗粒有机质与一些微生物都是重要的食物源,特定生境可能仅有一种类型食物源占统治地位。许多研究表明细菌只能提供一小部分能量给大型沉积物取食者。丰富的硅藻层可能是更充分的食物源,但只存在潮间带与浅的潮下带沉积物中。与大型底栖动物相比,小型动物可能主要靠细菌与精细颗粒有机质为食。

在潮间带的海底软平面中,微生物,如底栖硅藻是海床表面取食者的主要食物源。微生物可能是:①在沉积物颗粒中营自由生活;②黏附到沉积物颗粒上,或③在沉积物表面成片生存。因为微生物本身要受一些资源限制,在特定时间内微生物的丰富度是微生物种群生长率与牧食率平衡的结果。有些沉积物取食者,如多毛类与腹足类,消化精细颗粒并把它粘成通常不再取食的排泄小球。沉积物取食者在排泄小球与精细颗粒的混合物中生存,但它只取食后者。推测起来,新排泄小球的营养价值远低于已放置一段时间且同时被微生物占领的小球。

有很大数量的底栖动物依赖共生细菌,如软体动物双壳类,细菌生活在鳃中的细胞内。这些细菌氧化还原状态的硫化物。氧化过程供能,用于细菌制造 ATP,随后用于细菌细胞代谢。这些种类专门依靠硫氧化细菌,能忍受正常情况下有毒的硫化物。这种生活习性在深海环境中非常显著,那里缺乏有机质但富含硫化物。

沉积物取食者较多的沉积物中透湿性强,含水量很大,有时在 90% 以上。头朝下的沉积物取食者使沉积物产生生物分层现象。翻转取食者通常吞食体积较小的颗粒,动物会分选精细的颗粒留在表面而把粗糙物质留在深层。通过调整要吞食的食物颗粒及肠道停留时间,沉积物取食者把食物吸收。取食速率与肠道停留时间也与食物价值相联系,可能存在最佳取食速率,因为取食太快会减少有效消化时间,太慢又会浪费取食其他有效食物的时间。

沉积物与水界面的水动力学引起沉积物转运,通常使沉积物取食者转变为悬浮物取食。对悬浮物取食者来说,惰性颗粒,如沙粒的存在冲淡了它们的浮游生物源。高度的颗粒负担通常阻碍了悬浮取食器官,如纤毛小沟与虹管的功能。有些具虹管的双壳类在虹管开口有一圈乳状突起,可作为保护性网络抵制沙粒的流入。一些双壳类能打“喷嚏”,从进水管突然排出水与沙子。在沉积物极不稳定的情况下,许多底内动物必须不断调整它们的掘洞位置。

悬浮物取食者通常把一取食结构伸入主体水流,这最大限度地增加了捕获食



物的机会。许多悬浮物取食者营群落生活,呈矮树丛状(如水螅),或只覆盖于基层上面的一薄层(如许多海绵与珊瑚)。尽管这种结构在单向性水流中捕食效率不高,但水流复杂时它的多面定向更有效。

有些取食浮游生物者既是肉食生物又是悬浮物取食者。大多数肉食生物可运动并有不同的猎物搜寻方法。许多种类可探测出猎物身上所发出的特殊气味。欧洲海星在沿沉积物表面运动时能探测出埋在沉积物中的猎物。

许多捕食者营固着生活,必须等待猎物自行到来。一种东太平洋海葵生活在低潮间带,以从上面滚落的贻贝为食。当海星探测贻贝时会使部分贻贝滚下来。而许多捕食者有多种复杂的搜寻行为,并伴以视觉与嗅觉。

不同的类群处理猎物的方式不同。有些蟹有强有力的爪与肌肉组织,能夹碎厚壳的软体动物,有些蟹类保持对猎取的双壳类的压力,最终双壳类会变得虚弱并被夹碎。有些热带蟹类能轻易剥落蜗牛壳,暴露出其软组织食之。

许多食草动物能撕碎并消化巨藻及海洋高等植物。许多软体动物的齿舌很适应于撕碎海藻及玉黍螺等。大部分底栖草食性动物要搜寻合适的食物,有些则等待食物来到跟前。许多海胆取食飘落到背刺上的海藻碎片。多毛类的一些种类,能把海藻碎片拉入洞中。但大多数海洋草食性动物不能消化复杂的糖类,如纤维素;海草,如鳗草与龟草,含有丰富的纤维素,难以被大多数海洋动物消化。但钻木双壳类船蛆却刮食木质颗粒;绿龟能消化龟草中的纤维素,它的后肠功能与反刍动物的胃相似。

#### (四) 典型海洋底栖生物环境及其生物

海洋底栖生物的生活环境极其复杂,以下简单介绍生物多样性较高、生产力较大、较为典型的底栖生物环境。

##### 1. 潮间带

潮间带位于最高潮和最底潮之间,按潮间带生物的分布,一般温带北方岩礁海岸区域内从最高到最低垂直分布带依次为黑色青苔(地衣)区、海螺区、藤壶优势区、优势种变换区。平坦的泥地和沙地上也有垂直分布带,但不如岩石表面上明显。潮间带物种分布的下限常常取决于捕食者或竞争种类,而上限常常受物种自身对温度和干露的生理耐受限度的影响。

潮间带是海洋和陆地生境的交替变换区域,这种变换能引起热压迫、干燥、缺氧以及摄食机会减少等问题。低潮时,潮间带成为干涸的或仅有一些小水洼的环境,海洋生物面临热压迫和干燥压力。在炎热的天气,虽然无脊椎动物具有多种适应温度变化的措施,但它们的体温也迅速升高。如果体液变得太热,某些生理功能甚至蛋白质的稳定性可能丧失。有些脆弱的潮间带生物会完全干化,如较薄的绿

藻。高潮区基本上是陆地环境,而在低潮区生活的生物体基本上不受空气干露的影响。

潮间带的无脊椎动物能够通过蒸发产生的冷却以及体液的循环来避免过热。高潮区的动物对干燥的适应能力比低潮区的种类强,它们在细胞和生化水平上对高温和干燥压迫具有更强的抵抗力。栖息在潮间带平坦的沙地和泥地上的动物也面临同样的温度和干燥压迫。在低潮期间,动物生活在深的洞穴中能够保持凉爽和潮湿的环境;高潮期,这些动物移动到表面或伸出虹吸管、触手、或其他摄食和呼吸器官到表面活动。

身体的大小和形状都能影响热量和水分的流失程度。个体大的动物相对表面积较小有利于减少水分流失而不利热量散失;个体小的动物热量散失较快,两者必须尽量达到一种平衡。体型也具有相似的影响,长而瘦的生物个体比球形或圆形的个体更易于干化。

从低潮带到高潮带,动物一天内暴露于空气中的时间延长。与低潮区的种类相比,栖息在高潮区的动物减少了摄食的周期,生长缓慢。低潮时由于直接暴露在空气中、限制在洞穴或有少量存水的湾中(如藤壶或贻贝),大多数潮间带生物都面临缺氧和代谢废物累积的问题。降低代谢率是低潮时减少对氧需求的一个常见措施。某些掘穴性的无脊椎动物,如沙蠅,具有血色素,能够紧密地结合氧并在低潮期间释放氧以满足代谢的需要。有些种类已经发展到能够直接呼吸空气。

能移动的潮间带动物可以保持一个固定的海潮位置。许多潮间带动物能够利用太阳作为“光线-罗盘”,在沙平面和岩礁上确定移动的方向;有些种类为了保持相对于水平面的位置,具有一系列的涉及到光线、重力和水的反应。一些栖息在海滩上的种类能周期性地离开原沉积层,随波逐流在海岸上作上下迁移并重新掘穴,从而一直停留在潮湿又不被海浪过分冲刷的位置上。

海浪冲击是决定潮间带生物分布和形态学的重要因素。破坏性的海浪损害岩礁海岸生物体有下列方式:

**磨损** 悬浮颗粒或漂浮碎片可以擦伤生物脆弱的身体结构。涌动海水可以向岩石抽打海藻和其他竖立的生物体。

**压力** 破坏性海浪施加的流体静力学压力能够压碎或损坏脆弱的和可压缩的身体结构,如海藻充满气体的气泡。大多数潮间带生物充满体,不能挤压。

**拖曳** 海水对潮间带生物体施加一个方向性的压力。该压力可以撕裂和分离支持结构,如贻贝的足丝线和海藻的固着根。

开放性和封闭性海岸上分布的种类在组成和形态方面常常有较大的差异,如生活在开放海岸的海星(*Pisaster ochraceus*),其覆盖物比封闭性海岸的同类个体更厚并坚固。

地带分布取决于先前的幼虫固着和成体的运动,不同的生理耐受力以及物种间的相互作用如竞争和捕食。



在海岸线高处分布的种类一般对干燥、摄食时间减少、氧减少和极端温度具有更强的耐受力。

在某种程度上,营固着生活的动物幼虫能够定位在适宜成体生存的海潮高度上。群居(相同种类的成体集体固着)也使它们优先在“正确的”海岸上固着。移动的动物能够根据对光、重力和湿度的结合反应,调整它们所处的海潮高度。

潮间带生境,特别是岩礁海岸生存空间是潮间带生物的重要限制因素。能够进行过量增长或破坏其他种类的生物最后占据优势并具有较强的生理功能。

潮间带捕食者经常受浸水时间的限制,由于食肉动物,如海星和蜗牛在移动到捕食地点、捕捉和消化被捕食者时,必须保持湿润,从而限制了它们到海岸较低位置进行捕食。

种间竞争的重要性可以通过野外实验证实。潮间带种类的分布上限由物理因子调节,而下限由生物因子调节(如竞争)。然而也有一些例外,如在暴露海在潮下带的泥底,掘穴的无脊椎动物在沉积层内竞争空间,经常发现优势种在沉积层内有垂直分层现象。许多种类是自由挖掘者,它们破坏其他种类永久性的穴洞。所有种类都利用进出水管伸到表面进行摄食,因此限制因子可能是空间而非食物。

海洋生物群落是动态的。过去,生态学家一般认为种间的相互作用是种类组成及其变化的主要因素。但在过去几年内,幼虫的转送和补充在群落结构组成中的作用已变得越来越明显。珊瑚礁经常被飓风和其他的强暴风雨破坏,在它们的恢复过程中,幼虫开拓新领域就显得十分重要。

一个种类与另一个优势种类进行持续的竞争,专用于其他来源的基因型在进化中可能取得最后的胜利。由于一段时期的共同进化,持续竞争种类将出现生态位分割。

捕食可以改善由竞争获得的优势并强烈地影响一个群落或一个地区种类的组成。捕食的重要性已经通过野外实验作了证明。捕食延迟了竞争力差的种类被竞争力强的种类取代。有些种类,如海星通过捕食大部分潜在的竞争者防止对一个生境的垄断,它们对生态系统有极其重要的影响。捕食在海洋底栖生境中十分广泛。

潮间带捕食者季节性地涌入能够破坏当地群落。虽然许多生境有本土的永久的捕食者种群,但一些生境受到捕食者季节性周期性的入侵,并破坏了被捕食者种群。在潮间带,最著名的例子是海滨鸟的迁移,这种迁移可延长数千公里。它们迁移期间连续的捕食使许多种类,如身体柔软的多毛类遭到毁灭。在许多情况下,小的捕食者包括腹足类、纽虫和多毛类环节动物比大的捕食者,如鸟类和比目鱼有更大的影响。

许多潮间带生物体具有行为上和身体结构上的特点来抵抗捕食者。许多潜在的被捕食者已经有了有效的防卫措施,如躲藏在缝隙中,生活在潮间带的高潮区,或个体巨大和具有贝壳等。

强烈的种间相互作用不仅来源于动物捕食,还来源于牧食者。在岩石海滨的中潮带,帽贝对附在岩石上的硅藻、珊瑚藻和海藻进行有效的牧食。在正常环境条件下,覆盖帽贝的岩石非常贫瘠。在世界上许多区域都已经发现帽贝的牧食限制了海滨岩石上海藻的生长。岩石海滨食物网常常由几种有强烈相互作用的捕食者和被捕食者种类组成。这样的激烈相互作用网能够产生不可预料的间接的或类似互利共生的影响。

物理的和生物的干扰常常决定潮间带群落的种类组成。潮间带经受海洋中许多最强烈的风暴,暴露于海洋中的岩石岬尤其明显。温和的干扰将使更多种类共存。开放的海滩持续地受到海浪和海流的侵蚀,很少动物种类能够在这样不稳定的环境中生存。有些地方生物干扰是一个重要的因子。

潮间带生物有季节性的演替。

在岩石海滨海藻的演替不能全部与动物脱离,因为几种动物牧食者能够影响演替,并且一些岩石海滨动物与海藻竞争空间。早期演替阶段,海藻快速增长。后来海藻对抗被牧食和竞争者的能力变大。晚期演替的海藻分配更多的能量用于合成支持结构和附着结构对抗动物牧食。

风暴、浮木和海星都可能引起干扰,从而引发演替。演替是一个不确定过程,第一个殖民者可能是上次演替后面阶段的种类。如果干扰范围较大,那么只有从远处来的最快的殖民者将会成功。这些最有可能是早期的演替种类。

任一群落都持续不断地受到来自其他生物地理学区域或不同类型生境的种类的入侵。虽然大部分入侵都是失败的但入侵者常常最后统治甚至在群落中引起巨大的变化。最近几年,轮船压舱水大大加速了外来生物种类穿越海洋的迁移,而海洋幼虫的跨洋扩散肯定也在发生。移殖有时能造成较大的破坏。

## 2. 河口区

河口是海岸线地质上非永久地貌,海平面的轻微改变都可能完全填充或干涸一个河口。但河口是世界上最丰富的生物生境之一。从淡水源流入的营养物质供应大量的河口性无脊椎动物、鱼类、植物及鸟类。

河口区上游因盐度降低海洋生物种类数量有所下降。河口区最引人注目的梯度即溯流而上减低盐度的那部分。海洋生物一般能够忍受盐度的波动,但当盐度降低到 10‰~15‰ 以下时,就常常超出了它们的耐受范围。有些主要的无脊椎动物群体,如棘皮类动物(海胆、海星)在河口区分布就逐渐降低直至消失。而有些种类,如甲壳类有很好的渗透压调节能力,在河口区分布相当丰富。河口第二个主要的盐度跃迁是 3‰~8‰ 的临界盐度范围,一些海洋生物类群在该盐度范围内很难存活下去,生物种类的数量最少。但许多种类能够进行快速的调节并适合盐度变化引起的渗透压改变,如大马哈鱼在几周甚至数天内能够从完全的盐水迁移到淡水中。



有些河口生物有许多行为适应。河口表面低盐度的水通常是朝向海洋,为了适应河口水流,河口鱼类和无脊椎动物的幼虫在退潮期间保持在底部,而涨潮时则在水表面游动。有些种类的幼虫运动到河口附近的海水中,依靠潮汐的变化和风力的作用使它们能够再次进入河口区。

### 3. 红树林

红树群落是在潮间带自然发生的以红树属植物为主的植物群落,它们植根在松软的沉积层上,蕴涵丰富的海洋和潮间带动物,对海岸生境和生物多样性具有极其重要的影响。

红树分布在热带和亚热带海岸的平静水域,我国的红树林主要分布在广东、广西、海南、福建的部分海岸,对当地的生态环境和防止海浪侵蚀有重要的保护作用。过去由于没有意识到这一点,许多红树林被砍伐进行围垦养虾,砍伐后的红树林因移植成活率很低,因此很难恢复。最近红树林正日益受到重视,禁止滥砍滥伐并设立了红树林自然保护区,使生境得到有效的保护。

红树林的优势种是灌木丛状的红树,它们根植在缺氧并被海水浸没的沉积层上。水面以上,红树林在许多方面是典型的潮间带灌木丛,具有树干、茎、叶和花。所有的红树林根系已经适应缺氧的沉积层,都有延伸根伸到空气中,因此植株的地下部分能够获得氧气。红树林有从树干的中部伸展出的结构并呈拱形向下的支撑根,或有从根部向上伸展到空气中的呼吸根。

红树林对盐度有很强的耐受力。它们具有多种多样的排盐机制,包括从树叶分泌盐的结构。原始红树林可以划分成一系列的区域,分别有不同的优势树种。

红树种子依然附到亲本植株上萌芽。树苗发育并在亲本树干上摇摆,直到像标枪一样坠落到泥底部,或借助水流漂移。漂移的树苗最终被风携带到另一个泥质海滨并根植到沉积层中开始长成新植株。

红树林的支撑根下通常有丰富的无脊椎动物和海藻群落,如许多蟹类,虾类和其他甲壳类,一些牡蛎则附着在红树根部。每个红树林都有不同的优势种类以及相联的植物群和动物群。原始红树林很少被淹没,这样就延长了许多优势种类生活在空气中的时间。原始红树林也是潮间带生境,太平洋西南部的原始红树林分布有大量的食草昆虫、猴子和蝙蝠。

### 4. 珊瑚礁

珊瑚礁是所有海洋生境中最美丽和最富生物多样性的区域,由珊瑚缓慢的生长积累而成。造礁珊瑚可分泌碳酸钙,礁石主要是由它们分泌的碳酸钙大量沉积而成。与造礁珊瑚共生的小型虫黄藻、海绵和其他生物体也对珊瑚礁的形成起一定作用。珊瑚礁地形复杂,成千上万的鱼类和无脊椎动物生活在珊瑚礁中。

珊瑚有群体和单体之分,单体由一个单一珊瑚和骨架组成,大部分珊瑚是由几

百到几千个生命组织相互连接的珊瑚组成的群体。珊瑚通过触手上的刺囊收集浮游动物,并在盲肠中消化吸收,也由共生的虫黄藻提供营养。

造礁珊瑚可以划分为块状的和分支状两种形态,两者之间也存在中间类型。块状的珊瑚形状常常不规则且生长缓慢,一般每年不会超过 1cm;分支状的珊瑚有树枝状分支或鹿角状分支,它们生长较快,正常状态为每年 10cm。

虫黄藻是特殊的单细胞藻类,由腰鞭毛虫衍生而来,在石珊瑚的内胚层中营细胞外生活,从而免受被摄食并可能从珊瑚的分泌中获得营养。虫黄藻与许多无脊椎动物共生,是造礁珊瑚一个非常重要的营养来源和珊瑚礁生长的驱动力。珊瑚是生产力最高的海底生境,可能主要归因于珊瑚礁中虫黄藻的光合作用。

虫黄藻对珊瑚的作用十分复杂,曾经是多年激烈争论的课题,主要包括以下几个方面:①帮助移走溶解的排泄物;②通过光合作用提供氧;③生产糖类作为珊瑚的营养;④增强珊瑚的钙化;⑤帮助脂类的合成。前两者似乎不太可能发生,因为珊瑚生活在海浪冲洗的环境中,运动的海水带走代谢产物并带来充足的溶解氧。因此,我们重点考虑其他三方面。

虫黄藻光合作用合成的糖类被转送到珊瑚可以用放射性 $^{14}\text{C}$ 标记的重碳酸盐得到证实,但虫黄藻合成的大部分糖类不能被珊瑚利用。造礁珊瑚都依靠虫黄藻得到食物但也能够利用其触手和刺细胞捕获小型动物。有些软珊瑚群体已经失去了摄食能力,完全依靠虫黄藻。

虫黄藻增强了造礁珊瑚的钙化。利用钙的放射性同位素 $^{45}\text{Ca}$ 研究显示当造礁珊瑚暴露在光线下时,钙的吸收增多。阴影或光合作用限制因子降低了珊瑚礁骨架生长的速率。虫黄藻也能够影响珊瑚脂类的合成。脂类约占珊瑚干重的三分之一,起结构支持和提供能源的作用。

珊瑚礁的生长受温度、盐度、光照和浑浊度等因素限制。其分布一般在北纬 25 度和南纬 25 度之间的热带和亚热带海洋中。水温较高的暖水限制了珊瑚的活力并影响了钙化率。同时,珊瑚礁也局限在开放型海洋区域,热带的河口区很少分布。

因为造礁珊瑚和虫黄藻之间的共生关系,光线是继温度之后限制珊瑚良好发展的最重要因子。随深度的增加光线强度呈指数型下降,低于 25~50m 深度建礁活动停止或至少影响珊瑚的生长。虽然光线对造礁珊瑚的生长是必需的,但光谱中的紫外线对其有潜在的危险,特别是在清澈的热带海区,光线可以穿透非常深。在珊瑚中常常发现许多吸收紫外线的物质,如一些显著的深色素。

浑浊度和沉积都限制造礁珊瑚的发育。浑浊的海水减弱光线强度和降低光合作用。沉积可能窒息珊瑚并堵塞珊瑚的摄食器官,沉积层覆盖也可以促进致病微生物的生长。珊瑚生活在海浪强烈作用的海区,剧烈的海浪能够打碎珊瑚群体并制约了珊瑚礁的生长。海浪不断地把营养和浮游动物提供珊瑚,但也有其不利之处,太平洋的龙卷风和大西洋的飓风常常对珊瑚群造成巨大的破坏作用。



珊瑚礁的发展是珊瑚生长和生物侵蚀之间达到的一个平衡。礁石生物促使碳酸钙沉淀引起珊瑚礁生长。同时,珊瑚礁也持续不断地受到生物的侵蚀。许多无脊椎动物在珊瑚骨架上钻孔,如海胆增大了裂缝并钻到集群基部,海绵群体采用化学方法渗透珊瑚岩石。这些侵蚀行为给珊瑚礁生物种类提供了栖息和隐蔽的场所。

珊瑚礁有两个明显的生物地理领域:太平洋和大西洋。太平洋珊瑚礁的生物种类数量约是大西洋珊瑚礁种类数量的两倍。两者在生物种类组成、构造和礁带特征等方面总体上有很大差异。

珊瑚礁形成的历史复杂,但可以分为环礁和岸礁两种类型。环礁是马蹄或环形的一连串岛礁,它们覆盖在火山边缘的大洋岛上,大部分都分布在太平洋。环礁的起源独特。达尔文提出当珊瑚礁从海底上一个下沉的火山顶端向上生长时,形成了环礁。起初,火山生长并到达海水表面。珊瑚礁次后围绕火山岛的边缘生长。当火山岛淹没时,珊瑚礁继续发展并向上生长,这就形成了环岛和潟湖。然而,这一沉陷理论并不能解释所有的珊瑚礁。

岸礁是大陆海岸延伸的结构,它们形态各异,其中最大的是澳大利亚东海岸2 000km长的大堡礁。平台礁是在大陆架上发现的珊瑚礁的联合体,如巴哈马礁石。岸礁与海岸线平行且有不同起源。大堡礁的有些部分是由于珊瑚在下沉的岩石上生长而发展起来,但并不普遍。

环礁和岸礁都有显著的深区带及各自不同的优势珊瑚。深区带分布是珊瑚礁一个主要的特征。从浅水到深礁石处有一个明显的底部或区带演替,每一区带有不同的优势生物种类或珊瑚种类。下列因素可能有重要的作用:①海浪和海流的强度;②光线;③悬浮的沉积物。

大部分珊瑚在水团中排放配子,常常多种类同步大批量排放。澳大利亚潜水者曾观察到春季满月之后的几个夜晚内超过30个种类的生物大量排放配子。大量排放并不是普遍存在,但至今没有充分的数据来描述该现象区域性的变化。对大量排放需要考虑两个问题,即为什么一个种类的种群将同时排放?以及特定的多种类现象,为什么有时间上的统一性?种群水平的大量排放将增加受精的可能性,水团中的精子浓度可以大幅度提高受精率。而多种类的大量排放纯属巧合,因为没有种类杂交。最可能的情况是,所有种类都独立地进化到排放时间与一些可预言的时间标记如满月相符。该时间与适宜的海流状况可能使配子相遇机会最大。

食草动物对珊瑚礁种类组成和丰度有强烈的影响。许多鱼类是食草动物,如鹦鹵鱼具有特殊的口部构造能够从珊瑚礁岩石上刮食藻类。

空间是礁石生物的限制因子,多种多样的拓殖动物通过过度生长,遮光和侵略性的相互作用竞争空间。礁石上的大部分优势无脊椎动物是拓殖性的,许多种类通过对它们的“邻居”挤压而扩展。因为与虫黄藻的共生关系,珊瑚受光线的强烈

限制,竖立的珊瑚能够通过遮盖光线而降低附近种类的生长速率。

生长最快的种类并非占优势,而相对生长慢的构建堤坝的种类常常是优势种。生长缓慢的珊瑚能从腔肠中伸出消化细丝把邻近的其他珊瑚群体组织消化掉,从而杀死那里的珊瑚群体。种间的消化是竞争的一个有效手段。最具侵略性的消化其“邻居”的种类一般生长最慢。珊瑚中能快速生长的种类没有必要具备强的竞争能力。邻近的同种珊瑚一般融合,以减少被竞争者和捕食者攻击的范围而增强竞争能力。因为竞争者的丰富多样性,种间相互作用的复杂性和经常性的小规模干扰,使珊瑚礁一般不可能由任何单一的重点种类占优势。

珊瑚礁常常遭受热带风暴的干扰。太平洋东部的厄尔尼诺现象是主要的大范围干扰因子,它携带温暖而贫瘠的表面海水到太平洋赤道处的东部浅海岸区,水温的升高引起一些优势珊瑚和依赖性的种类的大批死亡。最近的数千百年的海平面的上升和下降也有强烈的干扰;许多礁石不能与上升的海平面同步生长因而被淹没了。

病害能够迅速破坏珊瑚礁系统的重要种类。海胆种群增长一般跟随着海藻的下降;而海胆的突然死亡一般跟随着海藻的繁荣。珊瑚自身也受到病害和生理功能削弱的强烈影响,但原因常常难以测量。许多珊瑚的虫黄藻被“漂白”,由于在某种生理形式的压力,如变暖的影响下,这种变化可能包含珊瑚排斥虫黄藻。厄尔尼诺导致海洋变暖后,巴拿马太平洋海岸的珊瑚白化。最近几年珊瑚礁工作者观察到白化现象明显增加,怀疑是否珊瑚礁处在由污染和一些其他因素引起的某种类型的生理压力下。白化似乎也与水团非常清澈和稳定有关,说明紫外线辐射可能是白化的原因之一。许多珊瑚有所谓的由藻青菌(*Phormidium coralluticum*)引起的黑带病。不同种类的珊瑚对黑带病的易感性显著不同。有人认为当珊瑚生理功能削弱且更易受病害影响时,该病更加广泛存在。白化和黑带病在大西洋的珊瑚更频繁发生,许多人认为这反映了许多区域珊瑚生活状况下降。棘皮动物的一些种类对珊瑚的啃食会造成很大破坏。

珊瑚礁及附近的环境包含海洋中一些最显著的互利共生。珊瑚礁生物多样性极其丰富,许多种间的共生关系已经明显地进化成互利共生。珊瑚礁中最显著的互利共生者是清洁虾或清洁鱼和大量的鱼类。清洁虾和鱼通过挑选鱼群的皮外寄生物而进食,而且进行有规律的“访问”。清洁鱼(*Labroides dimidiatus*)每天访问约 50 个种类的鱼。

在珊瑚礁上捕食现象十分广泛,许多种类发展出强有力的抵御措施。许多无脊椎动物在安全的裂缝及珊瑚和海绵的缝隙中,但也会暴露在捕食性的鱼类和蟹类的面前。许多礁石种类具有有效的化学方法防御捕食者和腐蚀生物体,如产生各种有毒的物质和激素、威慑性的难闻气味等。



## 5. 海草床

海草床、海藻林和珊瑚礁是潮间带和潮下带生产力最高的海底环境。优势种类是高度活跃的初级生产者,初级生产者不仅能固定碳而且有利于生境并为其他生物体提供营养,甚至能有效地改变水流,从而创造了微生境的多样性。

海草是海洋中较高等的开花植物,生长在浅水区域的沉积层上,并通过根状茎蔓延,常常形成厚密的“床”。其种类非常少,仅有 50~100 种。海草床在热带和温带海域均有发现。

在相对较强的光线和适度的水流情况下,海草生长最好。因此海草仅仅在浅水处生长浓厚,在水深超过 3m 处就非常稀少。在适度的水流条件下,海草生长更好。发展良好的海草床可以依靠根茎系统侧向延伸到赤裸的沉积层上。然而赤裸的沉积层一般缺乏营养,根茎系统就从已存在的床上输送营养。所以拓殖新区十分困难,除非沉积层已经在物理上稳定并富含溶解的营养物质,这些可以由已存在的植物完成,例如海藻,固定沉积层并以氨基酸的形式加入营养。因此,赤裸的沙地可以经演替变为海草床。

海草床具有很高的初级生产力且支撑不同群体的动物种类。潮下带浅水区的海草床是所有海洋生物群落中最具生产力的种类之一。海草本身生长迅速,并有大量相关的动物和藻类。海草形成浓密的草地,并且常常被各种各样的缠绕的生物体拓殖,如水螅、海绵、苔藓和海藻。许多无脊椎动物依靠海草生活,如果海草消失它们将可能灭绝或数量急剧下降。

病害是海草衰败的主要原因。现在因为污染和水浑浊,许多海草正在衰败。

## 6. 海藻林

海藻林中几种生长速率极高的褐藻类占优势。海藻林中海带目的几种褐藻占优势,是最美丽的海洋生境之一。它们分布在世界范围的开放性的沿海浅水中,较大的海藻林只限于水温 20℃ 以下的海区,延伸到北极和南极圈。它们分布在清澈的浅水区,水深很少超过 5~15m。巨藻(*Macrocystis*)每天能生长 30cm,一棵植株在 120 天内可长到 25m。因此,海藻林是最富生产力的海洋生境之一。

在海藻林下面的海床常常有丰富的海草和动物群落。在某种程度上,特定的海藻林有几个明显的分层,每一层由不同的海藻占优势。在岩石缝隙和开阔的区域,许多牧食性的种类十分常见,海胆和悬浮性摄食者,如蓝贻贝(*Mytilus edulis*)都非常丰富,美洲龙虾(*Homarus americanus*)分布也很丰富,主要捕食贻贝及其他软体动物和海胆。

海藻林常常受到风暴、水獭的存在与否以及食草动物行为变化等联合因素的强烈影响。在平静的海区,海藻林上部的褐藻具有竞争优势,因为它们首先接近从上面射来的阳光。然而一场风暴过后,低处的褐藻更好地存活下来。周期性的厄

厄尔尼诺影响了太平洋西部并可能导致海藻林转移到由低层种类的褐藻占优势。在极端情况下,特别是厄尔尼诺携带的温水过热超过了海藻能够存活的范围,可能导致所有的海藻从一个区域消失。

风暴能够引起海胆行为的改变并强烈地影响海藻林。赤裸的海底保持缺乏浓密褐藻的状态直到许多年后大型海藻的增生。于是,有些海草进行充分的生长以逃避海胆的破坏。一旦这个平衡被打破,浓密的褐藻能够生长并且漂流的藻类再次丰富起来。结果,海胆更适应了不动的生活方式并且停止在岩石层上掠夺和破坏新增生的海藻。因此,热带结构受到外部因素如风暴和内部因素,如海胆行为改变的强烈影响。有时风暴能够撕裂正在海底漫游的海胆并促进海藻的拓殖。海獭能够完全改变一个海藻林的结构,因为密集的水獭种群会造成海胆种群下降而褐藻繁茂。与此相比,缺少水獭的海区有高密度的海胆种群,除低潮间带区域外缺乏大型藻类。因此,水獭可通过调节食草动物的营养水平而控制大型海藻的生产力类型。

## 八、深海生物

### (一) 深海生物群落的分布与产出状态

现代海底热液生物群在各大洋中皆有分布,以太平洋和大西洋为主,又以太平洋的发现点最多。从构造位置上看,因为海底热液生物群与热液喷口紧密相连,所以其分布与热液喷口的分布几乎一致。调查表明,现代海底热液喷口主要分布于现代海底构造扩张中心部位,即洋中脊和弧后盆地为主的构造环境。在地理位置上,据不完全统计,大西洋洋中脊(Mid-Atlantic ridge, MAR),太平洋的加拉帕戈斯裂谷,东太平洋海隆(East pacific rise, EPR)北纬  $9^{\circ} \sim 13^{\circ}$  和  $21^{\circ}$ , 瓜伊马斯海盆(Guaymus basin), 东北太平洋的胡安德富卡洋脊区(Juan de fuca ridge), 马里亚纳弧后扩张中心区, 北斐济海盆(N-Fiji basin), 劳海盆(Lau basin), 马努斯海盆(Manus basin)和冲绳海槽等地均分布有较大的热液喷口生物群。

另外,有人将喷口生物群按其产出的构造位置和周围水体温度分为热泉(hot spring)和冷泉(cold seeps)型生物。其中后者,多分布于西太平洋的板块消减带上,并与硫化物喷溢口相伴且生存水温较低。但由于二者的营养方式和群落结构并无大的差异,因此这种分类法并未获得共识。

现代海底热液喷口生物群主要产出在以喷口为中心的环境内[有些称为喷口特有种(vent endemic)],一些直接生活在硫化物烟囱体之上。

### (二) 生态环境分析

现代海底热液环境之异常是令人难以想象和置信的。深海热液区,一般水深



皆大于 2 000~3 000m(有些小于 1 500m,有些则超过 6 000m),喷口区环境温度一般在 10~20°C,最高可达近 40°C,喷口周围海水的温度平均仅为 2.1°C。可以认为,现代海底热液喷口系统是目前世界上最不同寻常的生物栖息地之一(Humphris et al., 1995),喷口周围的生物密度极大,单位面积的生物量可达 30 kg/m<sup>2</sup>,是普通深海底的 1 000 倍,初级生产力来自细菌的化能自养作用(这种细菌又如何诞生,现在还没有很好的答案)。另外,热液生物群落具有动物与细菌密切共生的特点,其初始营养是热液流体(温度可高达 400°C)中的还原性硫化物,这些硫化物是生物和共生细菌(symbiont bacteria)的主要能量来源。因此,现代海底热液生物群落的生长方式和生态系统的营养方式与陆地上和海洋中其他以光合作用为主的生态系统是明显不同的。

## 1. 光

热液喷口环境的基本光源应该是热液从黑烟囱体喷射时的辐射光。对黑烟囱体喷口处的光谱测量(Van Dover 等, 1996)结果与“黑体辐射(black-body radiation)”原理一致,但同时也表明还存在另外一种机制,其在光谱上产生了绿光组分[可能是声致发光作用,(sonoluminescence)]。一些生物的光学器官(光感觉器),如 *R. exoculata*,对于绿光具有最大的感应能力。然而,热液系统内所有光的强度是极低的,它们一般超过了人类在黑暗中自我调节感光强度的极限。例如,在 Lucky strike 和 Rainbow 热液区,对 *R. exoculata* 进行的实验表明,深潜器的光源可以对栖居此地的一种虾(bresiliid shrimp)的眼睛造成巨大的损害(Herring et al., 1999)。

## 2. 温度

调查发现,喷口生物群落与海底热液喷口休戚相关。现代海底热液系统可以分为两类,即热泉型(黑烟囱型)和冷泉型(白烟囱型),其中热泉型热液系统占绝大多数。对海底热液系统喷口流体的调查表明,大多数的热泉型热液喷口流体的温度较高,如北斐济海盆黑烟囱热液流体温度可高达 290°C 左右, Lau 海盆为 330°C 左右,冲绳海槽 280~320°C 左右, EPR21°N 为 335°C 左右, Lucky Strike 为 324°C 左右, TAG 区为 270°C 左右等。热液系统的温度变化较大,一般以喷口为中心,向四周递减,到系统外围海水平均温度为 2.1°C 左右;而冷泉型流体喷口系统的温度一般较低,可以达到 0°C 左右。

热液喷口生物群落中不同生物的分布受水温控制,它们一般围绕喷口中心呈环带状分布。在离开喷口不远水温 60~110°C 处,是大量细菌类和古细菌类,一般呈席状黏附生活在沉积物或玄武岩的表面,被称为厌氧或异养菌类;在水温 20~40°C 间,生活着大量多毛纲的蠕虫动物;在水温 2~15°C 范围间,生物门类大量增加,其主要代表是管状蠕虫类。

尽管如此,由于喷口规模一般很小,热量交换很快。喷口中心水温虽然较高,

但在喷口周围水温 20℃ 处向外不到 1m 的距离,水温便可降为 2℃。因此,上述热液区生物的分带模式也只是相对个别现象,更多情况下还是不同生物门类的共存。

### 3. 生物链

如前所述,现代海底热液系统的生物生产能力极大,其单位面积的生物数量可以达到普通海底的 1 000 倍。那么,是什么能量支持了这样庞大的生命系统呢?研究表明,现代海底热液喷口生物群的生命基础是化学合成作用,而不是我们所熟知的光合作用,表现在:①化学能而不是太阳能提供了生态系统的基础能;②生态系统能量的初级生产者细菌(需氧性, aerobic),而不是植物。其反应式为: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S} + \text{O}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow [\text{CH}_2\text{O}] + \text{H}_2\text{SO}_4$  或  $\text{O}_2 + \text{H}_2\text{S} + \text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + 4\text{S(s)} + 3\text{H}_2\text{O}$ 。因此,化学合成细菌是热液生态系统食物链的“基底”。

热液生物群落的营养方式主要通过共生关系实现。例如,在 *Riftia pachyptila* 的软体组织中共生着大量化能自养型细菌,大白蛤 *Calymene magnifica* 的鳃内也共生着此类细菌(Cavanagh et al., 1981)。热液喷口生态系统食物链的初级消费者有:①大型管状蠕虫;②双壳动物(如 *Calymene magnifica* 等);③贻贝类;④多毛类(如 *Alvinella pompejana* 等)。同时,有研究表明,喷口生物群落中细菌与宏观动物之间并非完全是共生关系,例如 Dover 等(1988)发现在 MAR 的喷口动物主要是由虾类组成,其体内并没有共生细菌,它们以硫化物为食,这种硫化物的表面有大量的细菌。另外,冲绳海槽伊平屋海岭还发现了大量摄食表层有机碎屑的大型海参和靠悬浮物质为生的海绵类动物。

### 4. 生物丰度、分异度、生长速度和生产力

典型深海生物群落的特点是种群密度和生物量低,种的分异度高,其新陈代谢速度和生长速度要低于浅水动物。与典型深海生物群落不同,热液喷口和硫化物冷泉型生物群落的种的分异度低,但种群的密度和生物量很高(Turner et al., 1984),其生长速度更快,但生命周期短。以 *Calymene magnifica* 为例,其平均生活年龄为 6 年,平均生长速度为 4cm/年(Turner et al., 1984),比小个体深海双壳类大 3 个数量级。

热液喷口生物群落直接依赖喷溢热液流体的热能获得能量维持生命,因此其发生和消亡完全取决于海底热液的活动周期,而喷口热液的活动周期一般在几十年左右,所以这种小型生态系统也只有延续几十年的时间跨度。

热液喷口生物群落是深海环境中碳的主要生产者。如蠕虫 *Riftia pachyptila* 及其内生的共生细菌被认为是 EPR 热液喷口生态系统的最主要的初级生产者(Tunnicliffe, 1991)。Gaill(1997)对采自 EPR13°N 的管状蠕虫的压力玻璃槽实验表明,管状蠕虫的“管”在实验室压力玻璃槽内仍保持生长状态。考虑到其原地的生物密度,管状蠕虫的碳生产能力可以达到 400 g/(m<sup>2</sup>·年)(Shillito et al., 1999)。



因此,仅蠕虫动物(vestimentiferan)的体管生长本身就可以使喷口生态系统成为了深海碳生产的重要源泉。

### 5. 极端环境下生物对生态环境的适应与调节

一般来讲,后生动物,即多细胞动物,比起单细胞动物或细菌,其组织和结构要复杂的多,对外部环境的要求更为严格。后生动物组织内的单个细胞都具有自己独特的功能,而功能相似的细胞将聚集成层或构成腔室。在大多数情况下,这意味着物质或营养将不可能从外界直接扩散进入生物体每个细胞。因而,生物体内各系统必须完成物质在身体内的“传输”,能够将身体各腔室连接一体,调节好其内部环境以使上述过程成功完成。严格来讲,目前已知的所有后生动物种皆是非自养的,必须依靠自养生物产生的有机碳化合物的氧化来提取能量(在富氧环境下,这些化合物所贮存的能量将急剧增加),而自养生物的这个过程是在缺氧的条件下完成的。同时,后生动物一般个体较大,需要较大的能量供给,因而它们不仅需要充实的食物供养,外界环境条件也必须满足其身体内复杂的生物化学作用的进行。然而,在极端条件下,对于后生动物来说,却是一个氧缺乏的环境,加之极端环境条件,如温度、压力、“毒质”的存在,将极大的阻碍后生动物的生物过程。

热液喷口环境与一般深海环境相比,具有相同的高压和连续黑暗的总体特征,但在营养供给、温度变化、氧浓度、pH 值以及硫化物和重金属的潜在毒性(Childress & Fisher,1992)等方面却明显不同。在热液喷口区,海水被来源于深部、喷出海底、热的玄武岩所加热,将地热能转化为高温、强还原性的热液流体中的化学能(Jannasch,1989),这些被加热的流体沿新生洋壳的裂隙或断裂上升,形成多处溢流(喷口)。在某些区域,喷口热液温度可达到 400℃,并且很快与周围含氧、低温的海水相混合,而其中的化学物质急剧沉淀形成了“烟囱”或“丘”。

在热液喷口环境中丰富的还原性化学物质,尤其是  $H_2S$ ,是化能合成原核生物进行固碳作用的初始能源。对于后生动物,这个过程向它们提供了其生存的潜在能量,使它们或多或少的独立于海洋上部水体的光照区(Jannasch,1989)。多数热液喷口后生动物的营养摄取都是完全依赖于这个过程,它们以吞食细菌或与化能合成细菌共生的方式来获得其生长所需的物质(Childress & Fisher,1992; Kennicutt & Burke,1995; Fisher,1996)。所有这些极端条件均要求生物对环境有一定适应性和相应的调节能力。事实上,海底热液区生物的存在已经证明了其对极端环境的特殊适应性和调节能力,如何认识热液区生物对环境的特殊适应性和调节能力应该是一项极有趣的工作。

(1) 热液区生物对温度变化的适应与调节 温度急剧变化是热液喷口环境的一个显著特征。水温可以在 1cm 内,在 2~400℃ 内变化,动物偶尔也暴露于 >100℃ 的高温环境中(Chevaldone et al.,1992)。在溢流区,热液生物在很短的时间区间内处于 2℃、20℃ 直至 40℃ 的急剧性连续的温度变化,甚至其身体的不同部位

所处的温度也可以相差较大(Johnson et al., 1988; Cary et al., 1998)。热液生物在生长过程中至少存在一个在较长时间内忍受低温生存环境( $<2^{\circ}\text{C}$ )的阶段。

热液喷口生物必须具有较宽的可生存温度范围(尤其与周围海水生物群相比)。特别有趣的是,在热液喷口区可以观察到,像 *Avinella pmejana*、*A. caudate* 和 *Paralvinella sulfincola* 等多毛类环节动物直接生活于新生的烟囱体上,  $105^{\circ}\text{C}$  的热液烟囱体上竟然仍有生物在爬行(Chevaldone et al., 1992)。此外, Junipr 等(1992)在 *P. sulfincola* 和 *P. palmiformis* 生活的区域测量的表面温度为  $20\sim 80^{\circ}\text{C}$ , Desbruyères 等(1998)在管状蠕虫生活区测量的温度为  $68^{\circ}\text{C}$ , 最高达到  $80^{\circ}\text{C}$ 。

对管状蠕虫蛋白质的温度测试实验结果表明,这些动物体温不能较长时间超过  $50^{\circ}\text{C}$ 。例如, *Alvinella pompejana* 和 *A. caudata* 这两种动物的血色素处于  $50^{\circ}\text{C}$  时就开始不稳定,其氧共价键分别在  $15^{\circ}\text{C}$  和  $25^{\circ}\text{C}$  时具最强结合力(Toumond et al., 1990)。更让人惊异的是管状蠕虫胶原质的熔点温度, *A. pompejana* 表皮胶原质的熔点温度为  $40^{\circ}\text{C}$ , 而体腔胶原质则为  $46^{\circ}\text{C}$  (Gail et al., 1991)。因此,这些生物均应生活于平均温度为  $30\sim 35^{\circ}\text{C}$  的环境内(Chevaldone et al., 1992; Fisher et al., 1998)。实际测量与实验室结果的差异可能表明了管状蠕虫体内温度变化梯度的急剧性。即使这些动物并没有遭受  $>60^{\circ}\text{C}$  的高温,至少它们的栖息地温度要高出周围温度许多,并且其体内温度变化梯度极大,即鳃部附近为  $22^{\circ}\text{C}$ , 体干则可达到  $>60^{\circ}\text{C}$  (Cary et al., 1998)。

生物体内的许多组分,如酶和脂类双层膜,在很大程度上依靠其分子的不稳定性或流动性,而这些因素皆直接受控于温度。温度的增加可以大大提高反应速率,影响反应平衡,并且高温可以引起蛋白质变性,使其功能完全或不可逆转的丧失殆尽(Hochachka & Somero, 1984)。另一方面,高温也会降低分子的稳定性,促使热液高温环境“选择”更稳定的生物类型。在热液喷口区,温度变化梯度较大,可以在生物栖息地之内有  $>100^{\circ}\text{C}$  的变化(Cary et al., 1998; Desbruyères et al., 1998)。那么,热液喷口区的生物是怎样在这种极端环境下仍保持其正常的活性呢? 有一点也许可以肯定,为适应恶劣的深海环境,特别是高低温变化较大的情况,生物需要更多的“流体”蛋白质和脂肪来弥补为保持其稳定性所消耗的能量。

为适应这种环境,后生生物在演化过程中逐渐在形态上、生理上和行为上皆进行了调节和变异。但从生物化学上讲,一个种群为维持反应速率平衡和分子稳定性而进行的调节是有限的。这是由于一些分子的活性温度、变性温度和有机体周围温度间具有强烈的相关性,尤其是酶、胶原质和脂肪。酶在大于或小于其最适宜的温度环境下将很快失去活性。构造聚合胶原质的亚基(生物体内分布最广的蛋白质)的熔点温度( $T_m$ )与动物可存活温度的上限非常接近(虽然聚合体本身从某种方面来说是比较稳定的)。双层细胞膜的脂肪必须具有保持流态和结构上的紧凑性才能使细胞膜功效正常,而这一特征却对温度变化非常敏感(Hochachka & Somero, 1984)。



在极端环境下动物的存活不仅依赖于其生理上的适应,而且依于其生物习性的改变。热液喷口区不同物种具有不同的环境需求,一旦环境发生变化,它们就会迁移到适于其生长的环境中。在许多特殊的生物群内,动物也可能改变其原来生活习性来适应环境的变化,从而存活下来。*Paralvinell sulfoncola* 寄居于年轻的硫化物烟囱上,此处的温度和硫化物浓度都已开始降低。除此之外,还发现 *P. Sulfoncola* 身体下部覆盖了近 2mm 厚的黄铁矿层,正是这层黄铁矿将高温热液喷口液体与低温的周围海水分隔开来。管状蠕虫也可以在体腔积聚大量的周围冷水来降低其体内温度(Chevaldonne et al., 1991)。

(2) 热液区生物对氧缺乏的适应与调节 一方面,初始生产力所必须的含硫化物热液流体具有高温、极度缺氧、极富毒性的特征,并且硫化物和游离态氧一般均自然反应,而不能在同一系统中高浓度和长时间共存(Millero, 1986; Johnson et al., 1986),加之,海水与热液流体的混合使得热液活动区中氧的含量随温度的变化而急剧变化(Childress & Fisher, 1992)。另一方面,热液喷口区中与化学自养硫化物-氧化细菌共生的动物需要氧气来进行其有氧呼吸作用,而细菌同时需要氧和硫化物来进行化学自养反应,来完成其固碳作用,这种对氧的双重需求,使得后生动物必须与其必需依赖的化学自养细菌进行需氧竞争(Millero, 1986),这实际上不仅限定了热液喷口生物群的生存范围,同时要求热液喷口生物对其所处的氧缺乏和氧含量急剧变化的环境要有很好的适应性。

氧参与了许多生物合成反应过程,到目前为止,除了一些生活于硫化物沉积环境中的线虫和寡头纲等小型底栖动物,被认为可以在无氧环境中生存和再繁殖外(但这些环境并不是完全无氧的),还未发现一生中不需氧的后生动物(Fenchel & Finlay, 1995)。后生动物主要通过有氧呼吸,并在获取了充足的高能量后,才能满足其正常的新陈代谢过程。在极端环境和较长时间尺度下,它们只能依靠持续性补充大量的食物,并通过不充分的发酵作用,才能维持身体的功能正常和进行再繁殖(寄生虫可能例外)(Bryant, 1991)。后生动物对缺氧和氧含量急剧变化环境的适应性与调节能力目前仍然是一个谜。

### 第三节 生物生产力与能量转换

#### 一、海洋生产力

海洋生产力(productivity)是指海洋生物通过同化作用生产或积累有机物的能力。一般用生产者在单位时间内单位面积中所同化和积累有机碳的量来表示。可分为初级生产力和次级生产力两部分。

## (一) 海洋初级生产力

海洋初级生产力(primary productivity)指海洋自养生物通过光合作用或化学反应固定太阳能并生产有机物的速率,即总初级生产力(gross primary productivity)。自养生物在生物生产过程中,本身还要代谢消耗一部分能量。二者之间的差额称之为净初级生产力(net primary productivity)。因此,只有净初级生产力才能进入次级海洋生物过程。

海洋中的生产者主要有海洋植物,如单细胞藻类(硅藻、甲藻等)、大型藻类(红藻、蓝藻等)及自养微生物,如细菌。但总初级生产力主要来源于单细胞的浮游植物。因为它们在海洋中数量多、分布广,而且具有能量转换率高、生物生产周转率快的特点。另外,海洋中的一些微小浮游植物类群(nanophytoplankton)及超微小浮游植物类群(picophytoplankton)对海洋初级生产力也具有不可低估的作用。过去人们一直认为个体较大的硅藻和甲藻是海洋浮游植物的优势类群而常常忽略这些微小植物。随着采样技术和测定方法的不断完善,人们已逐渐展开对这些微小浮游植物的生物生产过程的研究。研究表明,这些微小浮游植物常常具有很小的营养吸收半饱和指数,而且生物量大、能量转化效率高,因此在生态系统中具有特殊的意义。另外值得一提的是,海洋中一些非常微小的原核细菌和真核细菌等微生物对海洋初级生产力的贡献很大(可达60%)。微生物既是分解者又是生产者。因为有些自养微生物是名副其实的初级生产者,如蓝细菌。另外,初级生产力产品不仅以颗粒有机碳(POC)存在,还有相当一部分以溶解有机碳(DOC)的形式释放到水里。这种在光合作用过程中释放到水里的溶解有机碳被称为颗粒溶解有机碳(PDOC),它可通过异养微生物再转化成颗粒有机碳(POC),通过被摄食进入更高营养阶层的营养阶层。由于颗粒溶解有机碳无法用 $^{14}\text{C}$ 示踪法测定出来,因此实验测出的初级生产力要比海水中实际水平低。

海洋初级生产过程主要有两种类型:①光合作用,即海洋植物通过吸收太阳光能,把水和二氧化碳还原成植物体有机碳的过程。在这一过程中,有两个重要的化学反应。一是光反应(light reaction),即叶绿素吸收光能后,通过一系列复杂的光化学反应产生氧气,同时把光能转化成化学能,并贮存在生物体内;二是暗反应(dark reaction),即利用光反应中产生的高能ATP和 $\text{NADH}_2$ 进行酶促反应,把二氧化碳转化成糖类的过程。在光合作用中,能把光能直接传给光合系统的色素是叶绿素a(吸光波长范围为650~750 nm),但也有一些其他色素,如胡萝卜素则可以吸收其他波长的光,并把能量传给叶绿素a,进入光合系统。②化学合成,系指一些光合细菌通过化学反应把无机碳化物转化成有机碳的过程。它首先通过脱氢酶氧化简单的无机化合物,生成氧化终产物,并利用产生的还原能合成高能物质ATP及 $\text{NADH}_2$ ,再通过酶促反应合成有机碳。



海洋初级生产力的常用测定方法有 $^{14}\text{C}$ 示踪法即黑白瓶法和叶绿素法(the chlorophyll method)两种。① $^{14}\text{C}$ 示踪法自二十世纪五六十年代以来在海洋调查中测定水域中初级生产力时应用比较广泛。其原理是把一定量的放射性 $^{14}\text{C}$ 碳酸盐或碳酸氢盐加入已知二氧化碳总量的海水样品中,经过一定时间的培养后,测定浮游植物细胞内有机 $^{14}\text{C}$ 的含量,从而计算光合作用的速率。具体操作步骤是:把取自同一水层的海水分别装入两个透光白瓶和一个不透明的黑瓶内。在实验开始时,在各实验水瓶内加入一定量的 $^{14}\text{C}$ 盐溶液,然后把水样瓶一起浸入原采样水层中培养。经过2~4小时后,水样通过滤洗和酸雾处理后测定滤物中的 $^{14}\text{C}$ 数量,计算光合作用速率。同化有机碳的计算方法为: $P = (R_s - R_b)W / RN$ 。其中, $P$ 为初级生产力 $[\text{mg}/(\text{m}^3 \cdot \text{h})]$ , $R_s$ 为白瓶水样中有机 $^{14}\text{C}$ 数量( $\text{KB}_q$ ), $R_b$ 为黑瓶水样中 $^{14}\text{C}$ 数量( $\text{KB}_q$ ), $R$ 为加入的 $^{14}\text{C}$ 的数量( $\text{KB}_q$ ), $W$ 为水样中二氧化碳总量( $\text{mg}/\text{m}^3$ ), $N$ 为培养时间(h)。原则上讲,水样的培养要在原采样水层进行,即现场测定法(in situ method)。但在实际海洋调查中难以做到,一般在船上利用模拟现场海水的方法(光强及水温等)进行培养,即所谓的模拟现场法(the simulated method)。②叶绿素法,即根据植物细胞内叶绿素含量和光合作用的同化系数之积计算海洋初级生产力。各种叶绿素(a、b、c)含量主要通过分光光度计测定。但近年来,海水中叶绿素a含量测定已逐渐被简便的萃取荧光法代替。而海洋植物的光合同化系数因种类或地区不同而异。因此,在利用此法测定各海区初级生产力时,首先要用 $^{14}\text{C}$ 示踪法测定主要生产者的光合作用同化系数。

影响海洋初级生产力的因素很多,主要有光、营养盐、浮游动物的“牧食”(grazing)以及其他环境因子,如海流、温盐跃层和风等。因为海洋初级生产过程是生产者通过光合作用固定光能,并把它转化成化学能生产有机物的过程,所以,光是海洋初级生产过程中的必备条件。没有光,就无所谓初级生产。海洋中的藻类的光合作用速率一般随光照强度的升高而显著增加,但达到光饱和值后,随光强升高而逐渐降低。所以,自然海区内,最旺盛的光合作用并不常常发生在最表层水域。另外,由于海水中的光强是随水深增加而减弱的,所以在海水中的某一深度,海洋初级生产者的光合作用生产量与其本身的代谢消耗达到平衡,净生产为零。此水深称之为补偿水深(the compensation depth)。补偿水深以下海区无净生产。海水中的营养盐,如硝酸盐、磷酸盐、硅酸盐及微量元素,如铁是影响海洋初级生产力的另一类因子。氮是海洋植物合成氨基酸和蛋白质等生命物质的必需元素,而海水中如果缺少了磷,海洋植物则无法正常繁殖、生长。硅则是影响硅藻类生长的重要物质。铁等微量元素更是叶绿素合成的必需物质。这些物质的多寡和时空分布直接影响着海洋初级生产力的分布格局。海洋中的主要营养盐主要来源于海洋动植物的排泄、尸体分解、海底垂直运输、海洋矿物质的再矿化、降水以及陆地径流等。因此,一些海水垂直交换显著(如涌升流区)和径流量大(如河口区)的海区,常常具有较高的初级生产力。铁等金属微量元素则主要来源于矿物质的分解,陆地

径流及大气尘的沉降等。光合作用的速率一般在光强达到饱和后随水温升高而增加,温度似乎不是影响海洋初级生产力的主控因子,但海水中的温跃层会限制浮游植物的分布和营养盐的垂直交换,从而间接影响海洋初级生产力。其他海洋环境因子如涌升流、湍流等主要通过调节海水中营养盐的分布而影响海洋初级生物生产过程。

海洋初级生产力分布的研究因调查和测定方法不一致,其结果有较大的差异。有些学者把世界海洋划分为大洋区(面积占 90.0%,下同)、沿岸区(9.9%)、涌升流区(0.1%),并估计它们的初级生产量分别为 50、100、300 g C/(m<sup>2</sup>·a),总生产量分别为 16.3、3.6、0.1 (10<sup>9</sup> t/Ca<sup>1</sup>)。Parsons 等(1984)则认为,在沿岸区,太平洋初级生产力较高水域位于美洲中南部沿岸,千岛海脊到日本东部;在大西洋则位于非洲的西南、东北沿岸及印度洋西北部。在大洋区,初级生产力较高的海区位于赤道上升流区和南极辐散区。三大洋(印度洋、大西洋、太平洋)的平均初级生产力分别为 80、69、46 g C/(m<sup>2</sup>·a)。从现有资料分析,涌升流区因为营养盐的持续充分交换和补充而能维持较高的初级生产水平。近岸水域则由于水深较浅,温盐跃层少,并有陆地径流的营养盐补充,其初级生产力通常比同纬度大洋区高得多。外洋区的初级生产依赖于多种环境因素的交互作用而时空变化范围很大。

就纬度而言,不同地理纬度海区的初级生产力有各自的特点。在中纬度海区,初级生产力具有明显的四季变化。冬季,海水的垂直对流活跃,风成流频发,营养盐能得以持续、充分补充,达到全年最高水平。但由于光照弱、温度低等限制了海洋植物的光合作用,初级生产力为全年最低水平。春季随光照水平提高和水温的升高,浮游植物大量繁殖生长,初级生产力迅速提高,营养盐则因为大量消耗而迅速下降。到夏季,由于存在着垂直的温盐跃层,海水垂直混合微弱,表层水域营养盐得不到及时补充,加之被浮游动物的大量捕食,浮游植物生物量减少,初级生产力下降。秋季随温盐跃层的消失及光照强度的减弱,海水的垂直交换重新开始,低层的营养盐开始向表层水区补充,初级生产力回升,但一般难以超过春季的生产水平。高纬度海区一年仅有两个生物季节。一是持续时间长、光照微弱或无光的低水平初级生产的冬季;另一个则是持续时间短的高生产力的夏季。低纬度海区的表层水温高,光照持续强,所以存在大量的温跃层,表层水域的营养盐难以得到持续补充,限制了生产力发展。但其生物生产周转快,而且生产速度比较稳定。

## (二) 海洋新生产力

海洋新生产力(new production)是以氮源研究海洋初级生产力为前提条件的。因为氮是构成海洋初级生产者主要元素之一,而且环境中的氮源比较稳定,因此用氮研究海洋初级生产力更具有实际意义。它是把真光层中氮分为再循环的氮,如氨盐和从真光层以外提供的新生氮(如一些硝酸盐)两部分。前者支持的生产力



为再生生产力(regenerated production),可在真光层中循环利用;后者支持的部分为新生生产力。这样,初级生产力就被划分成新生和再生两部分,而只有新生部分才是向更高营养级的净输出。新生生产力占总初级生产力的比例叫做  $f$  比。新生生产力水平在很大程度上代表了海洋的净固碳能力,从而在很大程度上反映了海洋对大气中二氧化碳甚至对全球变化的调节作用,这使得新生生产力的研究具有广泛而深远的意义。

海洋中新生产力主要来源于海水的垂直交换、陆源供应,如径流、海气通量交换等,而再生生产力则主要来自真光层中生物的代谢产物和有机体的分解。这样,在陆源补充较多的沿岸区和从低层补充频繁的涌升流区,其新生产力通常要比外海大洋区的高,这与总初级生产力的大体分布格局是一致的。当然,新生产力水平还要受其他环境因素,如温、盐度、海流、光照条件等的制约。有的学者根据新生产力与营养盐浓度的关系划分出三种类型的海区:富营养化、高新生产力区,如沿岸区和涌升流区;富营养化、低新生产力区,如南大洋和赤道太平洋和东北太平洋;贫营养低、新生产力区,如地中海。

研究海洋新生产力的方法有 $^{15}\text{N}$ 法、沉积物捕集器法及 $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$ 不平衡法等。另外还有物质通量模型法、 $f$ 比推算法及 $^3\text{He}/^3\text{H}$ 分布模型法等。各种方法各具优劣,应该根据调查海区的实际特点选择比较合适的测定法。这里只介绍以上三种常用方法。

$^{15}\text{N}$ 法是在假定真光层内无硝化作用,即异养消耗可以忽略的前提下进行的。利用 $^{15}\text{N}$ 示踪测定初级生产者对新生碳源和再生碳源的吸收率,以此计算  $f$  比。但是,目前常用的方法是只测定新生氮的吸收率,然后按照 Redfield 比值推算碳量,以此表达新生产力。

沉积物捕集法则是在真光层低部设置沉积物捕集器,收集沉积下来的颗粒有机物,测定净输出生产力。主要用于海水垂直交换不显著的大洋区。但该方法无法测定溶解有机碳,所以,测定值一般偏低。

$^{234}\text{Th}$  是  $^{238}\text{U}$  的衰变产物,能够吸附海水中的多数颗粒有机物。颗粒越多,它在海水中滞留时间越短。这样就可以根据  $^{234}\text{Th}$  在海水中的滞留时间和颗粒有机物含量推算该海区的新生产力。但由于颗粒有机物分解时, $^{234}\text{Th}$  的滞留时间随之增加,影响其准确性。一般用于颗粒物质来源比较稳定的海区。

### (三) 海洋次级生产力

海洋次级生产力(secondary productivity)是指各类海洋消费者的生物生产能力。按其生态特点,海洋次级生产者主要有浮游动物类群、底栖生物类群及游泳生物类群。迄今为止,关于浮游动物的生物过程研究较少,多集中于主要饵料生物种类的数量分布和时空分布,另外有些关于某些种类的繁殖、摄食及生长方面的研

究。

浮游动物的生物量通常用干重或湿重表示,一般按干重约为湿重的 20%,湿重含碳量为干重的 40% 的标准等值换算。因福尔马林固定标本而损失的干重按  $1/3$  校正,把浮游动物的湿重生物量( $\text{mg}/\text{m}^3$ )换算成以碳计的生物量( $\text{mg}/\text{m}^3$ )。浮游动物的生产量( $P$ )则根据调查海区内浮游动物个体的平均湿重( $B$ ),利用其呼吸率与干重和水温的关系计算其呼吸率( $R$ )。取呼吸商为 0.8,把呼吸率换算为以碳计的呼吸率( $R_c$ ):  $R_c = 10.286 R$ 。取其同化率为 70%,总生长效率为 30%,计算各水域的日生产量:  $P = 30R_c / (70 - 30) = 0.75 R_c$ 。总的来说,近海区的浮游动物产量要比远洋区的高,这与营养盐分布和浮游植物种群动态有关。另外有报道,涌升流区的浮游动物产量较高,多在  $20 \sim 60 \text{ mg}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$  之间。

底栖生物群落的生物量测定主要通过底拖网(底层生物)和采泥(底埋生物)调查方法估计生物量的,通常用单位面积内生物的个体数或数量表示。其生产量则主要通过生物学测定或实验生态学方法计算的。底栖生物的生产量和生物量一般都随深度的增加而明显下降。浅海水域要比深海底层的高,这与深海低层的食物稀少、温度低而导致底栖生物生长迟缓有关。据估计,世界上水深 200 m 以内的海区(面积占 7.6%,下同)平均生物量为  $200 \text{ g}/\text{m}^2$ ,水深 200 ~ 3 000 m 的海区为  $20 \text{ g}/\text{m}^2$ ,水深 3 000 m 以深的海区为  $0.2 \text{ g}/\text{m}^2$ 。

海洋中的游泳生物,尤其是鱼类的经济价值大,所以有关其生物生产过程的研究比较系统。从生殖、摄食、生长到死亡各阶段的研究内容比较丰富,理论方法也比较成熟。一般而言,鱼类的生物生产过程有两个阶段:补充过程和亲体生产过程。海洋鱼类的补充(recruitment)是鱼类从产卵,经过仔稚幼鱼的发育生长后达到第一次性成熟的过程,它是鱼类在早期发育过程中与其他海洋生物过程(如营养动力学过程)、物理过程(如海流、潮汐、温盐跃层等)的有机耦合过程。如风成流的发生引起的仔鱼及其浮游生物饵料的扩散,降低了仔鱼食物可获度及其摄食成功率,导致仔鱼的饥饿死亡及补充量的减少;仔鱼与饵料生物的空间交错与时间滞后会引起鱼类补充数量的变动;底质和海流则是鱼类着底过程的关键调节因子,又是仔鱼从产卵场向育幼场运输过程的动力学基础。复杂多变的海洋环境因子使得鱼类补充过程具有明显的不稳定性。而这一不稳定过程正是鱼类种群数量变动的内源性动力,关系到鱼类种群的持续繁衍和稳定发展。因此,解析鱼类补充过程是研究鱼类生物生产过程必须解决的问题。

近一个世纪来,鱼类补充机制的研究一直是围绕着“鱼类补充世代量年间变动的原因是什么”这一主题展开的。从 Hjort (1914) 的“关键性阶段”学说 (Critical period) 问世到 Cushing (1972) 的“匹配与非匹配”理论 (Match and mismatch) 的提出,鱼类补充机制研究均基于同一出发点:卵仔鱼阶段的食物丰度是仔鱼死亡及补充世代量的主控因子。20 世纪 80 年代后,这一理论基石开始动摇。一些研究表明仔鱼的死亡率与食物丰度相关,但对世代补充量的年间变动影响甚微。另有



研究证明三者互不相干。还有研究则发现北海鳕、鲱、鳊的卵和仔鱼的资源量与世代补充量无显著关系。于是,人们开始寻找影响鱼类补充机制的新的研究切点,如仔鱼的摄食成功率,卵及仔鱼的被捕食等。稚鱼的死亡动态对补充世代量的作用亦逐渐引起大家的关注。如个体大小制约死亡问题,密度制约型过程(如食物、空间竞争)与非密度制约型因素(如育幼场的质量、数量)对稚鱼生长、死亡的影响,稚鱼被捕食及残食死亡等。鱼卵和仔稚鱼的生物量可用传统的拖网调查方法评估,其个体生物生产量则用日轮或年轮与体长体重的关系推算,然后根据生物量(个体数)计算同一世代量的生物生产量。至于亲体种群的生产量,其估计方法较多。主要是先确定各鱼种的主要生物生长参数,再根据生物资源量计算其单位时间内的生物生产量。常用的动物种群生产量计算方法有股群法(cohort method)、积累生长法(cumulative growth method)、周转时间法(turnover time method)、碳预算法(carbon budget method)等。以上各种计算方法各有优缺点,具体操作时应视实际条件而选择最合适的方法。另外,还有学者提出用营养动力学法(trophic dynamics method)估计次级生产力,即根据食物链各营养级间的生态效率( $E$ )和水域内初级生产力( $B$ )推算次级生产力( $P$ ):  $P = BE^n$ ,其中, $n$ 为食物链上到达某次级生产者的营养级数。这种方法最适合那些初级生产力和生态效率明确,而食物链结构又简单的生态系统。

与其他海洋次级生产者一样,鱼类在近岸区和涌升流区的生产量通常比大洋区高。这与食物保障紧密相关,但非生物环境因素(水温、盐度、海流、风、底质等)在渔场形成过程中也起着至关重要的作用。海水的温盐度或跃层是鱼类分布的主要限制因子,而海流和风等物理因子是海水混合、食物补充的动力基础,底质则是底栖鱼类选择栖息地的主要生态因素之一。世界上重要的大型渔场通常分布在河口区和上升流区,便是这个道理。如我国的舟山渔场,秘鲁沿岸上升流区的鳀鱼渔场等。

另外,生态学上还用生产量( $P$ )与生物量( $B$ )的比值即周转率( $P/B$ )来比较不同生态类型的生物生产水平。一些研究发现,海洋中浮游动物的年周转率为10 ~ 30。其中,在桡足类中,植食性种类的周转率要比肉食性种类高,小型个体的周转率要比大型个体的高。在底栖动物中,中型个体种类的周转率为1/3 ~ 1,大型个体的在1 ~ 2之间。鱼类的周转率最低,为0.1 ~ 0.2。其中,底层鱼类的周转率比中上层鱼类的略高;而一些细菌的周转率竟高达500 ~ 1 500。这样,生活周期短、营养层次低的次级生产者通常比生活周期长、营养层次高的种类的生物生产周转快、生产量大。

海洋环境条件是海洋次级生物生产的主控因素。没有食物保障,就不可能有动物的正常生长,也就无所谓生物生产。任何海洋动物对温盐度都有一定的耐受限度,从而有了海洋动物的暖、温、冷水种之分或广盐、狭盐种之分。另外,海水的温盐度及其化学成分(如含氧量、pH值等)直接影响着动物的新陈代谢和生殖发育

生长和死亡,即所谓的生物生产过程。海流的运动不仅维持着饵料生物的补充,寒流或暖流也会改变动物栖息环境。而潮汐、波浪则会影响鱼类的生活节律,从而直接或间接影响海洋动物的生产。被捕食和种间对食物和空间的竞争更是海洋动物生物生产波动的重要原因。因此,考察海洋动物的生物生产时,至少要从其本身的生理特点和生态环境特征两方面进行。

## 二、海洋生态系统的能量流动

### (一) 能流的基本模型

与陆地生态系统一样,海洋生态系统的能量来源于太阳光能。海洋初级生产者通过光合作用把光能转化成化学能并贮存在生物有机体内,然后通过次级生产者的摄食把能量从一个营养级传递给下一个营养级。这部分能量构成新原生质的“潜能”(potential energy)。能量的这一传递过程是单向的非循环过程,而且由于一些能量是消耗为不能利用的热能而释放到能流系统以外。因此,生态系统中的能量流动是沿食物链逐级递减的。根据奥德姆(1971)的生态系统能流模型,海洋生态系统的基本能流模式可表达为(粗体者为进入下一营养级的能量):太阳对海洋的总辐射( $L$ )→未被利用的热能( $N_u$ ) + 总初级生产力( $P_g$ )→海洋初级生产者呼吸消耗的能量( $R$ ) + 净海洋初级生产力( $P_n$ )→未被利用的能量( $N_u$ ) + 浮游动物的摄食量( $C$ )→浮游动物的粪尿量( $F_u$ ) + 呼吸量( $R$ ) + 同化量( $A$ )→第一次级生产量( $P$ )→未被利用量( $N_u$ ) + 第二次级生产者的摄食量( $C$ )→第二次级生产者的粪尿量( $F_u$ ) + 呼吸量( $R$ ) + 同化量( $A$ )→第二次级生产量( $P$ )→……→终极生产量( $P$ )。所以,贮存在植物体内的能量在每一次转化时都有能量消耗。而且,食物链越长,营养级越多,能量消耗也越大,终极生产量就越小。生态学上,常用生态效率(ecological efficiency)来表示各营养级之间的能量转化效率。它是指生态系统能流过程中,不同点上的能量输入与输出的比值:营养级( $n$ )的生态效率( $E$ ) = 营养级  $n$  的生产量/营养级  $n-1$  的生产量。值得一提的是林德曼效率,即“十分之一”法则,指生态系统中各营养级的能量传递是按 1/10 的比例进行的。当然,不是所有的营养级之间的能量传递效率都是绝对的 1/10,它因生态系统类型或营养级水平而异。但能量在食物链中逐渐减少是生态系统的普遍规律,它在生物生产过程中形成了底宽上窄的塔形锥体,叫做生产力金字塔或能量金字塔。另外,也有用生物量或生物个体数表示的,分别被称为生物量金字塔或个体数金字塔。很显然,能量金字塔永远是正立形的。但海洋生态系统中,由于浮游生物个体小,生活周期短,生物生产快,因此其数量金字塔或个体数金字塔常常呈倒立形的。

通常情况下,海洋生态系统中的生态效率要比陆地生态系统的高,因为海洋生态系统中的低营养级之间的能量转化,特别是浮游动物对浮游植物的利用是非常



高的。而且,海洋次级生产者多属杂食性,其食谱广。一种生物常常被多种消费者利用,提高了其平均生态效率。就海区而言,食物链长、营养级多的大洋生态系统的平均生态效率比食物链短、营养级少的沿岸流区或涌升流区的平均生态效率低。

## (二) 能量流动途径

### 1. 食物链

生态系统中能量流动是通过食物链(food chain)来实现的。食物链指从浮游植物或碎屑开始,经过各级消费者的摄食而形成的链状营养关系。它是描述生态系统中生产者和消费者之间的营养关系的基本功能单位。

海洋中,食物链有两种基本类型:①牧食性食物链(grazing food chain)即植食性食物链和肉食性食物链。它是以浮游植物为基础,经过植食性浮游动物的牧食到达各级肉食性动物阶层的食物链。各种海洋生态系统因其结构功能的不同而具有各自的食物链特征。如大洋食物链较长,但各营养级上的消费者种类比较单一,这与大洋内生物多样性低,数量分布少有关。其基本模式为:微小型浮游植物(如鞭毛藻)→中小型浮游动物(如桡足类)→大型浮游动物(如水母)→上层浮游动物食性鱼类(如鲱、青鳞鱼)→鱼食性鱼类(如鲨鱼、金枪鱼)。沿岸区的食物链较短,但每一营养级的消费者的种类较多,而某一种生物可能成为多种消费者的主要食物。另外,沿岸区受陆地径流的影响,营养盐和饵料充足,孕育了丰富的物种,加之水深较浅,各生物类群(浮游生物、底栖生物、游泳生物)容易形成紧密的食物关系。还有由于大量的碎屑加入,使得沿岸区,尤其是河口区的食物链变得特别复杂。如:小型浮游植物(如鞭毛藻)或底栖植物(如底栖硅藻)→浮游动物(如桡足类)或底栖生物(如多毛类、虾贝类)→浮游动物食性鱼类(如鲱、黄鲫)或底栖生物食性动物(如底栖虾类、鱼类)→鱼食性动物(如牙鲆、鲈鱼、头足类)。涌升流区的食物链结构最简单。因为该海区主要通过涌升流的海水交换补充营养盐,浮游生物大量繁殖,浮游生物食性鱼类繁殖生长。底栖生物与一些凶猛鱼类不易与水层中其他生物种类发生密切的营养关系。如在秘鲁近岸的涌升流鳀鱼渔场,其基本食物链结构为:大型藻类→浮游生物食性鱼类(鳀鱼)及大型浮游动物(磷虾)→大型浮游动物食性动物(须鲸)。②碎屑食物链(detritus food chain),它是以海洋中的碎屑或颗粒有机物为基础,通过动物摄食这些碎屑进入下一级生产过程的营养关系,其基本模式为:碎屑和颗粒有机物→碎屑取食者(如多毛类、虾贝类)→小型肉食性动物→大型肉食性动物。大洋区的碎屑主要来源于海洋生物的代谢产物、尸体分解而产生的“海洋雪”(marine snow)以及海水垂直交换过程中海底碎屑的再悬浮。另外,一些小型的原生动物和细菌也可能以碎屑的形式被摄食而进入食物链。近岸区的碎屑则主要来源于陆地输入及生物体的分解。河口区的碎屑量很大,一些研究发现那里有50%的初级生产力是通过碎屑形式进入食物链的。大洋区的碎

屑量也大大超过其年生产量。另外,碎屑食物链的存在,不仅可以加强生态系统结构的多样性和功能的稳定性,而且对近岸和外海、大洋的上层和底层之间的能量交换起到连接的作用。因此,它在海洋生态系统的能量流动过程中起着不可低估的作用。

## 2. 营养级

营养级指生态系统的能量流动过程中生产者和各级消费者的营养水平。食物链上,生物的营养级越大,其营养水平越高。传统的营养级划分标准以自养者即能进行光合生产的浮游植物为第一营养级,纯浮游植物食性的浮游动物为第二营养级,浮游动物食性及更高的肉食性动物为第三、四级或更高级。事实上,大多数海洋动物属杂食性,如牙鲆,除了主要摄食鱼类外,还兼食一些底栖生物,如多毛类、软体动物和甲壳动物。所以,很难用整数准确表达其营养级。Hynes (1950)在分析鱼类食性时提出积分法(the point method),根据饵料生物在鱼类胃含物中出现的个体数和重量或体积比对饵料生物计分。该方法比较直观地反映了鱼类的食物组成,但也不能准确地表达鱼类在生态系统中的营养级。Odum 等(1975)提出“某种生物的平均营养级等于各种食物成分的营养级与其在胃含物中的出现频率之积的和值加“1”。该方法使得营养级研究数值化,但出现频率难以单独表达各种食物成分的贡献,尤其在杂食性鱼类的食物组成中,相同出现频率的浮游生物和鱼类对其营养贡献可能相差很大,从而影响了营养级的估算。Yang (1982)提出“鱼类营养级的平均值等于各食物成分的营养级与其在食物组成中计分百分比乘积的和值加 1”,使鱼类营养级研究进一步发展。以上述几位学者的有关原则为基础,窦硕增(1996)提出鱼类营养级计算公式:  $T = 1 + \sum (P_i T_i) / 100$ 。式中,  $T$  为捕食鱼类的平均营养级;  $P_i$  为食物成分  $i$  在食物组成中的计分,各种饵料成分的总计分为 100;  $T_i$  为食物成分的营养级。并规定,浮游植物营养级为 1,其余消费者的营养级根据上述公式计算。食物计分则由食物组成而定。对以大小均匀的小型生物如浮游动物为主要食物的鱼类,一般按饵料生物的出现频率和个体数百分比计分。对于以大型生物,如鱼类为主要食物的鱼类,按照重量百分比计分比较合理。对杂食性鱼类,则参照出现频率、个体数百分比、重量百分比及相对重要性指数等综合计分。尽管由于鱼类的许多基本食物,如小型无脊椎动物食性的定量分析不足、缺乏统一的计分标准及本方法的计分尚有一定的主观性,但它克服了以往方法的片面性等缺点,能较客观的反映鱼类食性的全貌和营养水平。

一般而言,海洋生态系统的营养级(4~5 级)要比陆地生态系统的营养级(2~3 级)高。这是因为海洋初级生产者及第一次级消费者多为小型个体的生物,能量要经过较长的生物链才能达到终极生产者。



### 3. 食物网

食物网指生态系统中,各种食物链相互交错,有机的连接在一起而形成的复杂的、多方位的网状营养结构。由于海洋生态系统结构复杂,各消费者多属广食性种类,一种饵料生物可能成为多种消费者的主要食物。因此,海洋中的食物网往往要比陆地生态系统中的食物网复杂得多。尤其在河口区,各种类型的食物网纵横交错,加之陆地径流的输入,其食物网结构尤为复杂。但也正是这一复杂的食物关系把生态系统中的生产者和各级消费者相互连接起来,从而保证了各种海洋生物种群的繁衍和生态系统的稳定发展。

这里特别一提的是海洋中的微型食物网(microfood web),它是微小浮游生物( $2 \sim 200 \mu\text{m}$ )之间的一种特殊营养关系。其过程是这些微小型自养生物(如细菌)通过光合作用把固定的光能提供给小型异养浮游动物。在微型食物网中,由于主要的生产者和消费者都是一些微小型生物,所以,其营养物质周转快,能量转化效率高。另外,一些微小型光合细菌既是生产者,又是分解者。海水中一些颗粒碎屑或颗粒有机物,甚至一些颗粒有机碳可通过这一途径进入生态系统的能量转化过程。另外,这些微小生物在海洋上层生态系统中生物量大,而且对贫养条件的忍耐限度一般比浮游植物强,受光条件的限制不是很大。因此,它在这些特殊的海洋生态系统的能量传递中起着重要的作用。

### (三) 海洋生态系统的能流分析

海洋生态系统的能流分析是在食物链上实现的。其基本理论模式为:①初级生产力的测定。用 $^{14}\text{C}$ 等方法测定海水中的碳值净产量 $[\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})]$ →转算成能值净生产力 $[4184\text{J}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})]$ 或干重净生产力 $[\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})]$ →根据初级生产者的呼吸消耗,计算出能值总生产力→根据太阳辐射到海面的总能,推算初级生产者固定光能的效率及总初级生产力。②次级生产力的测定。由于海洋生态系统能流分析中所涉及的能流参数一般受多种生态因子的影响,很难现场直接测定。如初级净生产力传给植食性消费者的能量与热消耗废能的比例问题;次级生产者的同化率与能量分配模式问题等。所以,在能流分析中,这些参数多通过假设或实验方法来定。另外,不同生态系统或不同的生物生产过程,都有其各自独特的特点,这使得海洋生态系统的能流分析更加复杂和不稳定。用实验方法可研究某些简单的食物能流模型。我国学者杨纪明等(1998)通过实验分析了金藻→卤虫→玉筋鱼→黑鲷这一食物链的能流过程即:各营养级间的物质能量转化效率。结果表明,生产1 kg的黑鲷(第4营养级)需要消耗相当于初级生产力235.2 kg湿重的金藻。生产1 kg干重的黑鲷需要消耗相当于148.3 kg干重的金藻。黑鲷富集1 kJ的能量需要消耗含有110.7 kJ的金藻。这是一种很有意义的尝试,对生态系统的能流分析

研究具有一定的参考价值。

## 第四节 海洋若干个关键生物生态过程

### 一、新生产力

#### (一) 新生产力及有关概念

新生产力(new production)一词,最初由 Dugdale 等(1967)提出。这个概念是建立在 N 源划分基础上的。他们认为,进入初级生产者细胞内的任何一种元素都可划分为新结合的和再循环的两类,但并非每一种元素的这种划分都能够用实测来实现,而 N 是一种可供这种区分的较为理想的元素。N 是构成细胞的主要元素,又相对稳定,且 N/C 比、N/P 比也相当恒定,用 N 描述初级生产者的生长比其他元素(如 C、P)更精确些。此外,N 常常是海洋环境中的限制性营养元素,因而建立在 N 源基础上的生产力更具有实际意义。他们定义:在真光层中再循环的 N 为再生 N,由真光层之外提供的 N 为新生 N。由再生 N 源支持的那部分初级生产力称之为新生产力。

1979 年 Eppley 等将新生产力与真光层底部的碳输出,即输出生产力 (export production) 联系起来,赋予了新生产力以新的含义;并明确指出,新生 N 来自:①上升流或梯度扩散;②陆源供给(如径流等);③大气沉降或降水;④ $N_2$  固定。再生 N 来自真光层中生物的代谢产物(如氨态 N、尿素 N、氨基酸 N 等)。特别是他们提出了  $f$  比(新生产力与总初级生产力的比值)和  $r$  [颗粒态营养元素下沉出真光层之前的循环次,  $r = (1 - f)/f$ ] 的概念,发展和完善了新生产力的理论。

Platt 等(1985)在更广泛的意义上定义新生产力为真光层群落净生产力,即真光层有机物质的积累率和输出率之和。实际上阐明了新生产力与输出生产力的量关系。通常二者并不相等。在季节尺度上,当真光层生物量变化为零时,这个季节的平均输出生产力等于平均新生产力。在 1 年或更长的时间尺度上,可认为二者是相等的。

此外,“New production”的中译词应当是新生产量,但鉴于它所反映的是一种生产性能和生态特征,具有“率”的概念,为此建议用“新生产力”作为它的中文对应词。

#### (二) 新生产力的意义

新生产力的概念把海洋初级生产力划分为新生、再生两大部分,从而使海洋上层生态系(pelagic ecosystem)的物质转移、能量传递、营养元素再循环的研究进入



了一个更深的层次,也使估计海域高营养级生产力建立在更可靠的基础上。这无论对于生态系统理论研究,还是对生物资源潜力的评估,都具有重要意义。

另一方面,新生产力是反映海洋真光层从大气中净吸收 CO<sub>2</sub> 能力的估计值。近百年来,由于人类活动造成大量 CO<sub>2</sub> 进入大气,“温室效应”不断加剧,导致全球气候逐渐变暖。这已成为全球性的重大环境问题。对此,有关国际组织和各国政府都表示极大关注。国际地圈与生物圈计划即全球变化研究(IGBP-A Study of Global Change),已成为 20 世纪 90 年代最大的国际合作研究项目。海洋是地球上最大的碳库,海洋中碳的生物地球化学过程在全球碳循环中有着举足轻重的作用,而气-海界面碳的净通量在很大程度上就是由新生产力决定的。全球海洋通量联合研究(JGOFS)计划的核心内容之一,就是在全球尺度上了解新生产力的规模、时空变化和制约机制,并对全球变化中海洋的调节能力作出预测。

有关新生产力的研究的一些有代表性的数据列于表 12。

表 12 一些有代表性的新生产力估计值

海 区	初级生产力		新生产力		f 比	作者
	[g/(m <sup>2</sup> ·a <sup>1</sup> )]	(Gt)	[g/(m <sup>2</sup> ·a <sup>1</sup> )]	(Gt)		
近岸区						
东北太平洋	250	9.00	42	1.50	0.17	Martin 等(1987)
东热带太平洋	834	0.15	417	0.08~0.20	0.50	Chavez 等(1987)
大洋区						
太平洋	55	9.14		1.26	0.14	Eppley 等(1979)
大西洋	102	8.56		2.18	0.26	Eppley 等(1979)
印度洋	84	5.96		1.25	0.21	Eppley 等(1979)
上升流区						
东太平洋	420	0.15	85	0.03	0.20	Martin 等(1987)
赤道太平洋	176	1.90	77	0.85~1.90	0.44	Chavez 等(1987)
秘鲁	912		215		0.21	Minas 等(1986)
西非	1277		839		0.64	Minas 等(1986)
南极区						
海区	325				0.45	Eppley 等(1979)
冰缘带	128~153				0.39~0.62	Smith 等(1990)
全球海洋		19.00~24.00		3.40~4.70	0.18~0.20	Eppley 等(1979)
		51.00		7.40	0.145	Martin 等(1987)

### (三) 新生产力的研究方法

新生产力的单位与初级生产力相同。常见的预测和估算方法有以下几种:

#### 1. $^{15}\text{N}$ 法

$^{15}\text{N}$  法是经典的方法,也是可进行现场直接观测的方法。目前已有的新生产力的资料绝大部分是由此法测得的。这一方法是由 Dugdale 等(1967)建立的。该法首先用  $^{15}\text{N}$  示踪技术测定初级生产者对新生 N 源和再生 N 源的吸收率,以新生 N 吸收率与总可利用 N 吸收率之比求得  $f$  比,再由  $f$  比与初级生产力相乘即为新生产力。本法的前提条件是,假设真光层内无硝化作用和异养吸收可以忽略,但实际上是难以满足上述条件的。该法可得到较精确的结果,是对短时间、小尺度上新生产力的良好估计。 $^{15}\text{N}$  法为 JGOFS 计划的推荐方法。焦念志等(1993)建立了  $^{15}\text{N}$  示踪离子质谱法测定新生产力。该法特点是:进样量少;可同时分析颗粒态氮的  $^{15}\text{N}$  丰度和浓度;可同时分析介质中  $\text{NH}_4^+ - ^{15}\text{N}$  丰度和  $\text{NH}_4^+$  浓度;方法精密度和准确度较高;满足示踪分析要求,分析速度较快;仪器造价低。

#### 2. 沉积物捕捉器法

在真光层底部设置沉积物捕集器,收集沉降下来的颗粒有机物,实际上是测定输出生产力。在时间跨度足够大和平流较小的情况下,其结果可基本反映新生产力。这一方法是近几年来发展起来的,它可以在较大的时间、空间范围上进行,也可以与卫星遥感资料对比分析,对于大洋海区的观测具有重要意义。但该法易受上升流、环流、涡流等干扰,不宜用于近海。该法测不到 DOC,测得的 POC 的数量也直接与水深有关,所得结果通常是新生产力的偏低估计值。另外,游泳生物的干扰、收集物的保存等都是容易产生误差的环节。设备造价昂贵、操作困难和容易丢失,在一定程度上限制了它的广泛使用。

#### 3. $f$ 比推算法

这是一种通过代表性海区  $f$  比与初级生产力的函数关系(实测求得),借助已有的  $^{14}\text{C}$  初级生产力资料外延推算其他海区新生产力的间接方法。Eppley 等(1979)给出了这种方法的示范。在新生产力实测数据尚嫌太少的目前情况下,这是大致估计大尺度范围上新生产力水平的可行方法。但必须注意,不同海区、不同时间  $f$  比变化很大。如 Platt 等(1985)研究百慕大东南海区所得的  $f$  值为  $0.03 \sim 0.84$ , Knauer 等人(1990)对东北太平洋 VERTEX 时间序列站连续 18 个月的观测发现,  $f$  比的季节变化达 4 倍,平均为  $0.11 \sim 0.16$ 。Eppley 等(1979)指出,  $f$  比随初级生产力按渐近线变化,从贫营养大洋海区的 0.05 到沿岸上升流区的 0.50;而



在地区范围内,  $f$  比随时间、深度、环境条件(如  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  含量比例)的变化都会发生变化。Harrison 等(1987)发现,在各地区  $f$  比与  $[\text{NO}_3^-]/([\text{NO}_3^-] + [\text{NH}_4^+])$  的关系基本一致。因而可利用这种关系由已知的 N 源浓度资料来估计  $f$  比,进而再推算新生产力。

#### 4. 物理模型推算法

即利用海流模型和水团中营养物质含量,推出真光层中限制性营养元素的补足速度,从而推算出新生产力的上限。如 Chavez 等人(1987)运用上升流模型和上升流中  $\text{NO}_3^-$  的浓度推算了赤道太平洋海域的新生产力;Hamilton 等人(1989)讨论了盐舌对流模型和热能能量模型用于推算世界大洋  $\text{NO}_3^-$  垂直通量的可能性;Dugdale 等(1986)运用地中海环流模型推出了该海区初级生产力和新生产力的规模;Minas 等(1986)结合 Broenkow 的营养盐、氧模型和 Bowden 的上升流滞留时间,计算了西非、秘鲁沿岸等上升流区的群落净生产力。物理推算法的优点是,可利用业已建立起来的海流模型在中尺度范围上推算新生产力。但该方法没有考虑生物学因素和其他环境因素(如还原态氮对  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  吸收的抑制作用、El Nino 现象的影响等),所得结果实际是新生产力的一个最大潜在值,与实际水平可能有较大差距。

#### 5. 真光层净产氧量法

Tenkins 等、Emerson、Chon 等都曾用过此法。真光层中溶解氧的净积累量是估计季节性新生产力的一个综合指数,但此法受到气体交换的限制,在低纬地区效果较好,而高纬地区误差很大。同时,它只适合于混合层浅和稳定度高的情况,像秋、冬季节则不宜。如低氧含量的底层水上升到真光层破坏了超饱和的氧信号。

#### 6. $^{234}\text{Th}$ 的滞留时间法

由于 Th 是具有颗粒吸附活性的,因而在海水中的实际溶解度比由  $^{238}\text{U}$  衰变推算出的结果要小。当颗粒越多时,它在真光层滞留时间越短。如果 Th 所吸附的所有颗粒都是本海区所产生的有机颗粒,则可用 Th 的滞留时间和颗粒有机物的含量来推算该海区的新生产力。水柱中总的物质能量与  $^{234}\text{Th}$  的滞留时间有着良好的相关关系,在有机颗粒中途分解时,Th 的滞留时间增长,这影响到新生产力估计的准确性。同时,该法也不适用于颗粒来源复杂的地区。但  $^{234}\text{Th}$  法不仅测出了物质通量,还可测出过程速率,是一个很有希望的方法。

#### 7. 物质能量的模型法

Toggweiler(1988)和 Sarmiento 等(1988)提出了以  $\text{PO}_4^{3-}$  代表次表层能量为基础[包括颗粒有机碳(POC)、溶解有机碳(DOC)在内的新生产力]的通量模型。Ba-

castow 等(1991)提出了包括  $\text{PO}_4^{3-}$ 、POC、DOC、 $\text{CO}_2$ 、 $\text{O}_2$ 、碱度等指标在内的模型,并计算了东、西太平洋  $\text{PO}_4^{3-}$ 、 $\text{CO}_2$  以及新生产力和输出生产力的一些估计值。这种方法代表了综合模拟的趋势,尽管目前尚难精确化。随着指标测定(如 DOC)的改进和通量模型的优化,这类方法对于新生产力的宏观预测具有潜在价值。

## 8. 遥感法

对于某些特定海区,如果通过现场实验(如用 $^{15}\text{N}$ 法)求得有代表性的  $f$  比,即可通过卫星遥感叶绿素资料与初级生产力的关系实现对新生产力的估计。此外,利用已建立的水团温度与  $\text{NO}_3^-$  含量的关系(Kamykowski 等, 1986),可以从遥感水团图像估计  $\text{NO}_3^-$  供给量,进而推算新生产力。这一方法适用于  $40^\circ \sim 60^\circ\text{S}$  的大洋区,其优越性在于可以利用卫星遥感资料实现大洋乃至全球尺度上的大致估计。

除上述几种方法外,海洋新生产力还被用气体交换法、 $^3\text{He}/^3\text{H}$  分布模型法、 $^3\text{H}/^{228}\text{Ra}$  分布模型法、DO 分布模型法,以及深水呼吸电子转运系统等方法估计或测定时。

## 二、海洋初级生产力的结构

### (一) 提出海洋初级生产力结构概念的背景

海洋初级生产力是一个人们所熟知的基本概念。自 1952 年 Steemann Nielsen 建立 $^{14}\text{C}$ 示踪法以来,世界各大洋和重点海区都进行过大量观测,积累了大批的资料,并对全球的海洋初级生产力分布作出了基本的估计。过去的工作对了解海洋生态系的结构和功能以及指导海洋生物资源的开发和利用曾作出了巨大贡献。但近年来,新技术、新方法的应用导致一系列的重大发现和进展,使许多传统理论和观念受到的挑战。海洋初级生产力内涵的不断丰富和扩展,要求有更细致、更精确的概念加以表达,而恰当的概念的归纳和概括,无疑会对促进研究向系统化和深入化发展。焦念志等(1993)在总结以往研究成果的基础上,提出了海洋初级生产力结构的概念。这个概念主要基于以下认识:

#### 1. 总初级生产力中包括功能不同的两部分

新生产力(new production)概念的提出,将总初级生产力划分为新生和再生(regenerated)两部分,而只有新生部分才是向高层次营养级的净输出,新生产力占总初级生产力的比例称之为  $f$  比。这个概念完全不同于净初级生产力,这种划分实际上是初级生产力的功能划分。新生产力与初级生产力有着必然的联系,但又有着自身的变化规律。如  $f$  比与初级生产力的关系在不同地区通常呈正相关,而同一海区的不同时间则往往呈负相关。初级生产力的这种划分,使群落净生产力



有了大致的估计,也使生态系统能流分配有了基本的定量描述。更重要的是,新生产力的水平,在很大程度上代表了海洋的净固碳能力,而后者反映了海洋对大气中 $\text{CO}_2$ 进而对全球气候变化的调节能力(Stockner, 1990),这使得初级生产力的这种功能性划分具有更广泛、更深刻的意义。

## 2. 初级生产力的水平不仅与生产者种类组成有关,还与其粒级组成有关

过去,由于采样方法(如浮游植物拖网)和观测方法(如光学显微镜)的限制,人们通常认为个体较大的硅藻和甲藻是浮游植物的优势类群。新近研究表明在大多数情况下,初级生产力的主要贡献来自那些被人们忽略掉的微型类群(nano phytoplankton,  $< 20\mu\text{m}$ ; picophytoplankton,  $< 2\mu\text{m}$ )(Stockner 等, 1986; Probyn 等, 1990),这些个体极小的种类常具有很小的营养吸收半饱和常数(Garside 等, 1991),因而能在营养竞争中取胜。它们不仅在生物量上常常占有优势,而且能量转换效率也高(Stockner 等, 1986),构成了生态系能流网中具有特殊意义的一环(Probyn 等, 1990)。分粒级测定初级生产力已成为研究海区生产特征的一个重要手段。

## 3. 初级生产力的产品有两种不同的形态

初级生产的产品不仅以颗粒有机碳(POC)形式存在,还有相当部分(5%~46%)直接以溶解有机碳(DOC)的形式释放到水中。最近,采用高温催化氧化法测得的海洋 DOC 比以往方法测得的 DOC 量值要高得多。进一步研究发现,应用荧光方法可将海洋 DOC 分为二类。第一类对化学、光化学反应敏感,也就是以往方法测到的那部分 DOC;第二类对化学、光化学方法不敏感,也就是新发现的那部分 DOC。前者主要是经过长期分解而难以被生物再利用腐植性 DOC(humic DOC),而后者主要是新近产生并可被微生物迅速再利用新 DOC(new DOC)(Mopper 等, 1991)。新 DOC 在真光层中的含量要比腐植性 DOC 高得多,在真光层之下则迅速减少。可见,新 DOC 的来源之一便是光合作用的释放产物。这种光合作用过程释放出的 DOC 被称之为 PDOC。海水中自由生活的异养细菌(free-living heterotrophic bacteria)可将大部分 PDOC 迅速转化为自身生物量而再次形成 POC,从而使这部分碳可进入较高层次营养级。以往的 $^{14}\text{C}$ 法通常只测定了初级生产者 POC,而漏掉了 PDOC,因而所得的结果是初级生产力的偏低估计。

## 4. 微生物也是生产者

在传统的模式中,微生物的角色只是分解者。其实,微生物既是分解者又是生产者。首先,自养微生物是地地道道的初级生产者,在 Picoplankton 类群对初级生产力的贡献中蓝细菌(*Cyanobacteria*)占有很大比重。其次,自由生活的异养微生物可将 PDOC 再次转化为 POC,从而被称之为二次生产者(secondary producer)。

微生物在海洋生态系,特别是上层生态系(epi-pelagic ecosystem)中的作用是举足轻重的。它们在数量上比浮游植物大1个到几个数量级,在生物量上也常比浮游植物大几倍,占生命、非生命POC总量的26%~62%。微生物类群不仅在生物量上不可忽视,而且在生态功能上也极富特殊性:①微生物细胞极小( $0.2\sim 0.6\mu\text{m}$ )是非沉降性POC(Non-sinking POC),这部分POC与 $f$ 比负相关;②微生物对贫营养条件的适应能力常比浮游植物强得多,而且大部分不受光的限制;③微生物生产力的初级消费者是原生动物,这部分物流通过后者才能到达后生动物,从而形成了微生物食物环(microbial food loop)。

上述几方面的发现和进展,大大开阔了人们的视野,极大的丰富了初级生产力的内涵。同时也表明,这种内涵绝不是以往哪一个简单的量值所能够表达的。因为:①初级生产力的总额来自不同类群生产者的分量,而不同类群生产者的生产性能是不一样的。同样一份产品,由于其“原料”不同(如,对 $\text{NO}_3^-$ 和 $\text{NH}_4^+$ 的选择差异)和“生产周期”(转换效率)不同,其生态意义也就不同。②不同粒级生产者所形成的生产力能流途径不同,而不同粒级生产者对初级生产力的贡献随海区的变化而变化。因而,即使总初级生产力相同的两个海区也很可能具有不同的食物网和群落组成。③初级生产力在不同产品形式(POC、PDOC)上的分配同样决定了不同传递途径上的能流规模,并影响到初级生产力的利用效率和生源要素的再循环过程。④总初级生产力相同的两个海区,新生产力水平可能很不相同。这表明海区的生态条件不同,初级生产力在生态系中的作用和功能也不同。总之,相同的初级生产力数值可能包含着不同的信息,这些宝贵的信息对于描述生态系统的环境特征、能流途径、营养关系以及动态功能具有极其重要的意义,对于生物资源的开发利用也具有重要的参考价值。

## (二) 初级生产力结构概念的内容和意义

“初级生产力结构”的内涵可归纳为以下四方面内容:①初级生产力的组分结构,即不同类群生产者(包括自养微生物、各类浮游植物等)对初级生产力贡献的比例;②初级生产力的粒级结构,即不同粒径级生产者( $0.2\sim 2$ 、 $2\sim 20$ 、 $>20\mu\text{m}$ )对初级生产力贡献的比例;③初级生产力的产品结构,即初级生产产品中POC、DOC的分配比例;④初级生产力的功能结构,即总初级生产力中新生产力所占的比例(即 $f$ 比)。简言之,初级生产力的结构包括组分结构、粒级结构、产品结构和功能性结构。有了总初级生产力水平的数据,再附之以表征其结构的四组比例,就可以比较全面地刻画和表达初级生产力的内涵和信息了。

强调初级生产力结构(而不是生产者结构)的重要性还在于,这是一个生态学概念,有利于用生态学的观点和方法解决问题。例如,浮游植物(特别是微型和超微型种类)和微生物的定性、定量是非常困难的,而且单凭生物量难以反映它们对



生态系的贡献;但通过它们的生产力可以较容易地将二者的作用区分开来。又如,食物网基础环节的定性、定量是困难和费时的,而初级生产力的粒级结构则可以宏观地给出能流传递的明确路径和量值。再如,“生态系统结构和功能”研究的意义和重要性是众所周知的,但真正涉及到物流结构和能流规模的工作却不多。初级生产力的功能结构可以给出上层生态系统物质净输出的估计值,是关于生态系统功能的一个定量描述。此外,生源要素的生物地球化学循环是一个极其复杂的过程,而生物是其中最活跃、最关键的环节。初级生产力结构的四组比例,实际上给出了主要生源要素在基础生物环节上的基本参数和真光层中循环的次数[循环次数  $n = (1 - f)/f$ ]。

总之,初级生产力的研究发展到今天,它的任务已不再是单纯的提供量值,而必须研究其结构。这不仅是科学发展的需要,也是实际应用的需要(如,生物生产过程研究,全球海洋通量研究等)。从目前技术条件看,开展这方面研究也是完全可行的。如 $^3\text{H}$ 、 $^{13}\text{C}$ 、 $^{14}\text{C}$ 、 $^{15}\text{N}$  同位素技术;光合产品 POC、DOC 测定技术;粒级分离技术;微生物生产力技术等在国外已比较成熟。国内已有的工作主要集中在胶州湾、东海等海区(如分粒级测定初级生产力、新生产力,原核生物与真核生物在初级生产过程中的作用,初级生产力产品结构等。

### 三、海洋浮游生物营养循环过程

海洋浮游生物群落的营养循环过程主要指的是营养吸收与再生过程。海洋环境中,营养元素循环状况不仅与生物群落组成、生产力水平、生产力结构有关,而且直接影响到生态系统的功能。如,氨态氮( $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ )既是主要氮源之一,又是重要的再生氮; $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的吸收与再生通量,决定着大洋生态系统的  $f$  值。氮、磷是海洋环境中最为重要的营养元素,也常常是初级生产力的限制因素,因而,氮、磷营养吸收动力学与再生通量研究得也最多。

#### (一) 营养吸收与再生过程的研究方法

化学计量法曾用于早期这方面的研究工作中,但该法误差大,而且有时根本不可行。如在实际水域中, $\text{NH}_4 - \text{N}$  的吸收和再生是同时发生的。常规化学计量法是无法同时测出  $\text{NH}_4 - \text{N}$  的吸收和再生通量的。同位素示踪法是较为理想的方法。下面以 $^{15}\text{N}$  为例,讨论有关的方法和问题。

(1) 生物海洋学 $^{15}\text{N}$  技术的理论与方法 海洋生物 $^{15}\text{N}$  示踪研究的基本思想是,在介质中引入 $^{15}\text{N}$  作示踪物,经过生物的一段代谢活动之后,检测生物细胞内或介质中 $^{15}\text{N}$  丰度的变化,从而指示有关物质的转运过程和数量规模。

理想的示踪物应具备下列基本条件:第一,示踪物与非标记物质应经历同样的

代谢变化,即同位素效应可忽略或可定量;第二,示踪物对整个体系的状态无明显影响;第三,示踪物最初不能与体系达成平衡状态,其随时间的数量变化是可测的,且能指示物质的转运过程;第四,在标记物与其他物质之间不存在同位素交换。对于海洋 $^{15}\text{N}$ 示踪而言,第一、四条件基本成立,但第二、三两条则难以保证。海洋 $^{15}\text{N}$ 示踪通常都是无载体示踪。标记化合物的加入,不仅起到标记示踪作用,同时还改变了N营养盐的本底浓度,从而也影响到各种形态N之间的平衡;而培养时间的长短与N浓度、 $^{15}\text{N}$ 丰度之间的关系是复杂的。此外,N的示踪更有其本身的特殊点:参与代谢、循环的N形态有多种(如 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NO}_2^-$ 、 $\text{NH}_4^+$ 、尿素、氨基酸等),它们之间又存在着各种相互作用,这就使得海洋生物 $^{15}\text{N}$ 示踪技术更趋复杂化。

早期的研究者假设,浮游生物 $^{15}\text{N}$ 示踪研究中满足下列条件:①浮游生物对 $^{15}\text{N}$ 无分馏作用;②非标记N源具有同样的天然丰度;③培养期间PON(颗粒有机氮)无变化;④培养期间 $^{14}\text{N}$ 吸收对PON的贡献可忽略;⑤培养期间介质 $^{15}\text{N}$ 丰度保持恒定,即 $^{14}\text{NH}_4^+$ 的再生可忽略;⑥培养期间无 $^{15}\text{N}$ 再生。后来的研究证明,大多数假设是难以成立的。通常,海洋浮游生物的 $^{15}\text{N}$ 示踪技术包括以下步骤:封闭一定体积(一般不少于1L)的水样于培养器内;加入一定量的 $^{15}\text{N}$ 高丰度化合物(现场实验一般为本底浓度的10%);在一定条件下(光照、温度等)培养一段时间;分离PON(通常用Whatman GF/F在低真空条件下抽滤);测定PON或介质 $^{15}\text{N}$ 丰度;计算有关参数。

(2) 影响 $^{15}\text{N}$ 方法效果的因素分析 由于海洋环境中N的含量低、时空变化大,不同形态的N营养盐同时存在,加之浮游生物的代谢活动(吸收、分泌、捕食、排泄等)随时都会发生变化,使得 $^{15}\text{N}$ 技术有许多误差环节。如何控制这些环节,是保证方法效果的关键。

(3) 放射性核素 $^{32}\text{P}$ 吸收速率可通过吸收速率常数的动力学测定以及已知水体的磷酸盐浓度来计算

$$\mu = dM/dt = K(P)$$

其中, $\mu$ 为吸收速率; $M$ 为细胞 $t$ 时刻的吸收量; $P$ 为水中磷酸盐浓度; $K$ 为吸收速率常数,上式可变换为: $dX/dt = K(P_0 - X)$ , $P_0$ 为初始放射性强度; $X$ 为细胞 $t$ 时刻吸收的放射性强度。其积分式为:

$$\ln(P_0/(P_0 - X)) = K \cdot t$$

用 $\ln[P_0/(P_0 - X)]$ 对 $t$ 作图,求初始曲线的切线,该切线斜率即是吸收速率常数 $K_0$ ,则吸收速率 $\mu$ 即等于吸收速率常数与介质中 $\text{PO}_4 - \text{P}$ 浓度的乘积。

## (二) 营养吸收动力学

海洋浮游生物营养吸收动力学的研究目的主要在于获得浮游生物对营养盐吸收方面的有关参数,并通过这些参数对浮游生物的生态习性和特点作出推断和阐



释,从而了解它们在生态系中的作用和功能。

### (三) 营养吸收与再生通量及其生态特征

为叙述方便,以最重要的营养盐之一  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的吸收与再生通量为例。

$\text{NH}_4^+ - \text{N}$  吸收与再生通量的季节变化: 浮游生物群落  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的吸收与再生通量有着明显的季节变化。胶州湾的研究表明,浮游生物群落  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的吸收与再生通量以夏季为最高 [ $u, r$  分别达  $0.205$  和  $0.179 \mu\text{mol}/(\text{L} \cdot \text{h})$ ], 冬季为最低 [ $u, r$  分别为  $0.019$  和  $0.002 \mu\text{mol}/(\text{L} \cdot \text{h})$ ], 春、秋两季则基本持平 [ $u, r$  春、秋两季分别为  $0.036, 0.015$  和  $0.031, 0.015 \mu\text{mol}/(\text{L} \cdot \text{h})$ ]。再生通量与吸收通量之比的季节变化也遵循类似趋势。在夏季,  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  可满足吸收需求的  $87\%$ ; 在冬季, 则只有  $11\%$ ; 春秋两季为  $50\%$  弱。可见, 再生通量随季节变动的幅度更大。其中, 除生物组成差异等原因外, 最主要的原因可能在于温度对浮游动物代谢活动的影响。

$\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的周转速率与周转时间的季节变化  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  周转时间的长短, 取决于  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  库的大小和吸收通量的高低。在胶州湾, 由于冬季较高的  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  库和较低的吸收通量, 使得冬季周转时间最长, 达半月之久。与此相反, 夏季较低的  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  浓度和较高的吸收通量, 使得周转时间仅为十几个小时。秋季和春季周转时间居中, 约为  $4 \sim 5$  日。

$\text{NH}_4^+ - \text{N}$  吸收、再生通量与光照条件的关系 光照是影响浮游生物生命活动和代谢机能的重要环境因子。胶州湾浮游生物的  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  吸收显示了比较明显的光依赖性, 暗吸收通量与光吸收通量之比变化在  $39\% \sim 81\%$  之间。强的直射光对  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的吸收抑制作用。光对  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  吸收的影响, 在低光强下表现为促进作用, 而在高光强下表现为抑制作用。较低的  $K_I$  反映了在真光层底部仍有较大的  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  吸收, 而  $100\% I_0$  的抑制作用表明最大吸收率不会出现在最表层, 而是在其之下。

$\text{NH}_4^+ - \text{N}$  吸收、再生通量常有周日变化 在胶州湾的规律是, 夜间吸收通量降低而再生通量增大。一般的特点是, 白天  $u > r$ , 夜间  $u < r$ 。从绝对数量看,  $u$  白天大于夜间, 而  $r$  基本上是夜间高于白天。

$\text{NH}_4^+ - \text{N}$  吸收通量的粒级特征 在胶州湾的研究表明, Picoplankton, Nanoplankton 和 Netplankton 在吸收通量和对光照条件的反应上显示了不同的特点。在吸收速率上, 光照条件下 Netplankton 和 Nanoplankton 具有比 Picoplankton 更高的吸收率; 在黑暗条件下, Netplankton 的吸收速率锐减,  $V_D/V_L$  只有  $5\% \sim 9\%$ ; Nanoplankton 的吸收速率的光暗变化较小,  $V_D/V_L$  为  $57\% \sim 91\%$ ; 而 Picoplankton 的  $V_D/V_L$  未显示出固定的规律。从总的吸收通量来看  $\text{Picoplankton} > \text{Nanoplankton} > \text{Netplankton}$ 。也就是说,  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的吸收通量主要来自较小型的

浮游生物类群。不同粒级  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  吸收对光照的依赖性顺序为  $\text{Netplankton} > \text{Naoplankton} > \text{Picoplankton}$ 。这暗示,真光层底部的  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  吸收、夜间水柱中的  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  吸收,主要由较小型的浮游生物所为。

$\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的循环速率与规模反映着一个海区的生态环境状况。如,胶州湾  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的最大吸收、再生通量分别为  $0.205, 0.179 \mu\text{mol}/(\text{L} \cdot \text{h})$ , 最小吸收、再生通量分别为  $0.019, 0.002 \mu\text{mol}/(\text{L} \cdot \text{h})$ 。这个能流规模低于切萨皮克湾。而  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的周转时间最长为 16.34 天,最短为 0.68 天,为个周转速度要低于纬度更高些(约为  $41^\circ\text{N}$ )的长岛湾(Long Island Sound)。这意味着,胶州湾有一个相对较大的  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  库。事实上,  $S = 3.36 - 7.45 \mu\text{mol}/\text{L}$ , 可见  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  是比较富足的。相对较大的  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  库和相对较小的循环通量,反映了生物活性的降低(其原因可能在于水质污染,如石油、重金属及其他有害物质)。

营养盐吸收、再生通量的影响因素。影响营养循环的因素是多方面的,如种类组成、生物量、介质浓度、光照、温度等。在胶州湾  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  吸收、再生总量的季节变化规律与生物量(PON)、介质浓度(S)并不一致,说明这种变化的机制主要在于种类组成和环境(特别是温度)调节。由于生态条件的复杂性,各海区的季节变化规律可能很不一样。如与胶州湾处于相似纬度的切萨皮克湾的最大吸收率出现在春季,最大再生率出现在夏季。

## 四、上行和下行效应

### (一) 定 义

生态学上的所谓上行(bottom-up)和下行(top-down)效应是指非顶级营养级生物的下一营养级食物供给或营养盐供给、以及上一营养级捕食压力对该营养级生物的种群数量变动的调控作用。海洋生态学中通常所说的上、下行效应主要指的是营养盐供给和浮游动物捕食对浮游植物种群数量变动的的影响。

上行效应的研究目的通常是考察某水体浮游植物生长的限制因子及其限制程度。浮游动物的种群数量通常按一定的滞后周期随浮游植物种群数量变动而波动。同时,浮游动物通过捕食作用在一定程度上制约着浮游植物的种群数量变动节律和规模,并常在浮游植物的“水华”(bloom)过程中起到调控作用。如浮游动物的摄食阻止了亚极地太平洋海区的浮游植物春季水华的发生。此外,由于浮游动物的捕食有选择性,捕食作用也影响到浮游植物的种类组成。早期的下行效应研究主要集中于较大型浮游动物( $>200 \mu\text{m}$ ),如桡足类。新近研究发现,小型浮游动物(microzooplankton,  $<200 \mu\text{m}$ )在下行效应中的作用不容忽视。它们主要是一些原生动物(包括纤毛虫和鞭毛虫)和部分小型后生动物。和较大型浮游动物相比,



尽管它们个体小,也很少支配浮游动物总的生物量,但在海洋食物链中,它们却有着高生长率、高新陈代谢率和高摄食率,并且可以充分利用不能被大型消费者所利用的较小的浮游植物,担负着将微型和超微型浮游植物的生产力输入到较高营养级的使命,对于外海和大洋生态系统来说具有特别重要的意义。例如,对东热带太平洋海区、南半球部分海区和东北亚极地太平洋海区的 HNLC 现象的解释之一,即浮游动物的摄食压力。

## (二) 上、下行效应的研究方法

(1) 上行效应的研究方法通常是浮游植物培养法,即,首先富集水中目标营养盐,培养一定时间后,通过观测全部或目标浮游植物的丰度和生物量指标的变化,考察浮游植物对营养盐富集的反应。

(2) 下行效应的研究方法是对于较大型浮游动物( $>200\mu\text{m}$ )对浮游植物的摄食作用,一种较常用的方法是“肠道色素法”。对于小型浮游动物的摄食作用,现场的“稀释法(dilution procedures)”被广泛应用于估计小型浮游动物的摄食率。

## 五、微型生物生态过程

### (一) 微型生物与微型生物生态过程的基本概念

这里所说的微型生物完全不同于传统的“微生物”或“细菌”的概念,目前国际上通常所说的微型生物指的是:微型真核自养生物,微型真核异养生物,微型原核自养生物和微型原核异养生物等四类颗粒极小的单细胞生物。海洋微型生物中具有重要生态学意义的主要类群包括:

微型和超微型浮游植物[Nano-( $2\sim 20\mu\text{m}$ ), Pico-( $<2\mu\text{m}$ ) eukaryotic phytoplankton]

微型异养鞭毛虫(nano heterotrophic flagellates  $<20\mu\text{m}$ )

微型纤毛虫(nanociliates)

蓝细菌(cyanobacteria)

原绿球藻(*Prochlorococcus*)

真细菌(eubacteria)

古细菌(archaea)

病毒/噬菌体(virus)

海洋微型生物生态学(marine microbial ecology)即研究海洋生态系统中微型生物与环境(包括生物与非生物环境)之间相互作用的科学。具有重要意义和具有价值的微型生物生态过程主要在于微型生物生命活动(固碳、营养吸收、生长、摄

食、代谢、死亡、分解等活动)与生源要素循环、生物资源以及环境问题之间的关联过程。

## (二) 微型生物与微型生物生态过程的研究意义

### 1. 海洋微型生物是迅速发展着的知识创新领域

近些年来,新方法、新技术在海洋科学中的应用导致了海洋生态学上一系列的重大进展。一方面,几乎每隔 7、8 年就有一个重大发现。如,20 世纪 70 年代末发现蓝细菌(*Cyanobacteria*);80 年代后期发现原绿球藻(*Prochlorococcus*);90 年代以来发现并证实非极端环境中古细菌(Archaea)的广泛存在;另一方面,对微型生物的生态功能的认识正在不断改变着以往的传统观念。如异养细菌在海洋生态系统中不仅仅是分解者,它可通过利用水中的溶解有机碳而成为二次生产者;病毒最重要的生态功能被认为是作为细菌、蓝细菌以及其他微型生物的消费者;许多海洋细菌具有不可培养性;海洋古细菌的分布可从表层到 4 000m,生源气候气体与古细菌密切相关;在低营养级上自养和异养微型生物有着重要的生态位重叠等。这些新发现又导致了一系列新理论,并推动学科迅速向前发展。

### 2. 海洋微型生物与海洋资源环境问题密切相关

海洋微型生物在生态系统中的地位和作用正在越来越被人们所认识,并在解决海洋生态学及资源环境问题中发挥着前所未有的作用。首先,从全球海洋生物量看,微型生物是海洋生命有机碳的主体组分,同时它又是与海洋有机碳库中绝对优势的溶解有机碳(DOC)联系最密切的组分,微型生物在生源要素生物地球化学循环当中的作用是不言而喻的。其次,就上面提到的几个新发现举例说明。对 Picophytoplankton ( $< 2\mu\text{m}$ )重要性的深入了解,特别是蓝细菌的发现大大开阔了人们对海洋初级生产者的认识的视野,以往的浮游植物采集网被证明在大多数情况下漏掉了浮游植物生物量的大部分。特别是微型生物常常具有更小的营养吸收半饱和常数、更高的生产效率、更具有竞争力,在海洋生态系统中发挥着极为重要的作用。而原绿球藻(*Prochlorococcus*)的发现又使得曾经被认为是最重要的原核初级生产者——蓝细菌退居第二位。原绿球藻细胞极小(平均  $0.6\mu\text{m}$ )而具有迄今发现的所有自养生物所不具有的一类色素(divinyl chlorophyll),可在极弱的光照条件下进行高效的光合作用,其生产力占总量的比例在大洋真光层深处达 70%~90%。它的发现被认为是大洋生态学研究史上的一个里程碑。再如,最近几年的研究证实古细菌可广泛存在于正常海洋环境中,其分布可从表层到 4 000m,在颗粒碳的分布和物质通量上占有特殊地位。同时,由于古细菌类群与生态环境问题密切关联(如产甲烷细菌、硫细菌),在海洋生态系统中扮演着十分重要的角色。此外,研究微型生物生态过程对我国近海海洋环境有着特殊的意义,一方面有些微



型生物本身就是“赤潮”种,另一方面微型生物与水产养殖等生产经营活动密切相关,如异养细菌以及其他一些介于自养与异养之间的真核微型生物可快速利用养殖区的大量 DOC、特别是与微量元素及重金属络合有关的胶体有机碳(COC),在营养循环、物质转换过程中起着关键作用。微型生物生态过程的研究还将在一定程度上揭示赤潮的发生机制和复杂的调控机制。

### (三) 微食物环

微食物环(microbial food loop)也称作微生物环(the microbial loop),主要指海洋上层生态系统中,由溶解有机碳(DOC)→自由生活的异养细菌→鞭毛虫、纤毛虫等原生动物→后生动物的食物转化和传递关系。

新近研究发现,微生物在海洋生态系能流网中的作用远比以前认为的重要得多,作为还原者,在贫营养区,它可将 86% 的初级生产力返回到再循环中去,在浅水海区、河口、大部分 C、30% 的 TN、15% 的 TP 被迅速再循环。在海底,到达沉积物的 C 的 50%~85% 在 1 年内消失(即被分解还原)。作为生产者,它将 DOC 转化为 POC,进而传递给原生动物、后生动物,从而构成了微食物环。微食物环是海洋中有机碳完成由溶解态向颗粒态转换、由非沉降态向沉降态传递的重要机制,对于生态系统生产力、上层向深层的 C 输出具有重要意义,特别是微生物二次生产不同于初级生产,它受环境因子(如光照等)的影响要比初级生产所受的影响小得多。这种不同的生产过程机制赋予了二次生产特殊意义。研究不同海区二次生产的量值、制约机制、微食物环的结构,对于深刻认识生态系生物生产过程、完善生能系能流网结构具有重要意义。这方面已有的主要认识是:在大洋区,微生物环的 C 流主要来自草食性浮游动物 DOC;在贫营养区多达 86% 的初级生产力被细菌所平衡(即消费且再循环);在沿岸、河口、上升流区微生物环的作用主要在于 N,即 N 再生;细菌与浮游植物产量比在贫营养海区为 60%,河口 23%;微生物环的迅速 N 再生是浮游生物群落  $\text{NH}_4^+$  再生的主要来源。

## 六、海洋生源气候气体

海洋中主要的生源气候气体包括甲烷、氧化亚氮、二甲基硫(DMS)等。其中,前二者在近海生态系统特别是海湾、河口地区尤为重要,而就全球海洋范围来讲,DMS 则更具广泛意义。下面简介 DMS 的生态过程。

### (一) 海洋 DMS 释放对环境、气候的影响

DMS 从海洋进入大气以后,可与大气中许多氧化性的痕量物质发生反应,它

可以和空气中的 OH 原子团反应生成  $\text{SO}_2$ , 在海-气界面的  $\text{SO}_2$  不论是气态还是液态均可被快速氧化成硫酸盐。因为硫酸盐的挥发性很差, 所以它们在空气中大部分是以气溶胶颗粒的形式存在。在大洋海区, 大部分云的凝结核 (CCN) 都是由这种气溶胶形成的。大洋海区云的漫反射系数随 CCN 含量的增加而增加。因为全球平均温度主要受海洋云层的漫反射系数影响, 考虑到全球辐射平衡, DMS 通量变化一倍可导致全球平均温度发生几度 (摄氏) 的变化。

DMS 的氧化产物 (如二氧化硫、甲基磺酸、硫酸等) 还是酸雨、酸雾的重要贡献者。酸雾可导致人体呼吸系统、循环系统多种疾病、影响青少年发育、降低肌体免疫功能; 酸雨可使土壤酸化、农作物减产、植被破坏; 酸雾可严重破坏城市建筑物, 酸沉降可使地面水酸化, 导致水产养殖业受损。

## (二) 海洋 DMS 的生物生产过程

业已证实, 海洋 DMS 的主要来源是海洋浮游植物生产的二甲基硫丙酸 (DMSP)。DMSP 可以调节藻细胞内的渗透压。其功能类似于其他的植物渗透压调节物质, 如甘氨酸甜菜碱 (glycine betaine) 和脯氨酸等。DMSP 是由蛋氨酸经过一系列的 S-甲基化反应、脱氨基反应和脱羧反应产生的。一分子的 DMSP 在酶的作用下可分解生成一分子的 DMS 和一分子的丙烯酸 (acrylic acid)。巯基组的酶参与了 DMSP 的分解过程, 反应在膜系统上进行的。藻体中的 DMSP 是以相对较慢的速度持续分解生成 DMS 的, 但当有机体面临外界环境的额外压力 (例如, 盐度变化、物理作用或暴露在空气中) 时其速率就会大大增加, 如潮间带的微藻暴露在空气时会释放大量的 DMS。浮游动物的摄食过程、浮游植物的生理状态不同等都会影响到 DMS 的释放速率, 例如, 藻体衰老时释放的 DMS 最多。藻细胞还可以直接释放 DMSP, 在海水中 DMSP 可分裂生成 DMS, 在非生命环境下此反应的速率非常慢, 但当有微生物参与时反应速度就会大大增加。

## (三) 海洋 DMS 生产的调控机制

概括地讲, DMS 的丰度取决于 DMSP 的供应规模。对大样本数据以及海洋水体中 DMS 的垂直分布进行分析表明, 表层海水中的 DMS 分布和浮游植物分布总体上是显著相关的, 但是在一个给定的海区却很难找出 DMS 含量和总的浮游生物丰度之间的确切关系。这可能是因为不同种类浮游生物的 DMS 产率差别很大。在某些情况下, 一个海区内的绝大部分 DMS 都是由一种浮游植物产生的。例如, *Phaeocystis poucheti* 在白令海峡和英吉利海峡西部的陆架区是高产种; 南大洋的 DMS 高产种则是棕囊藻。

对浮游植物纯培养的监测研究中, Keller 等 (1989) 指出 DMSP 在甲藻、prym-



nesiophytes (特别是球石藻)和金藻的一些种类中含量最高,有报道的最大含量一般在  $0.2 \sim 0.4 \text{ mol DMSP/L}$  细胞体积。DMSP 含量较少的浮游植物门类包括:绿藻、隐藻和蓝藻。海洋蓝绿藻可以通过固氮解决氮缺乏问题,所以对他们来说合成含硫的调渗物质是没有意义的。对 3 种常见单细胞藻的实验生态学研究结果表明,不同藻类之间细胞 DMSP 含量的种间差别是非常显著的,扁藻 (*Platymonas* spp.) 细胞内的 DMSP 含量分别是杜氏藻 (*Dunaliella* spp.) 和牟氏角刺藻 (*Chaetoceros muelleri*) 的几十倍和数百倍。

DMSP 的生产过程还受光密度、温度、盐度、营养盐等诸多因素的影响。对上述 3 种单细胞藻的实验结果表明盐度的变化引起藻细胞 DMSP 含量的变化最为显著,其次依次是温度和光强。随着盐度的增加,扁藻、杜氏藻和牟氏角刺藻细胞内 DMSP 的含量均呈上升趋势,但同一环境因子对不同藻种影响的显著性是不同的。

在营养盐因素中,一个对 DMSP 有特殊作用的营养要素是硝酸氮。曾报道了在实验室条件下限制氮的可得性可以提高藻体 DMSP 含量。类似地,报道过在实验室条件下,提高硝酸氮的供应可以降低藻体 DMSP 含量,并作出如下解释:在氮盐充足的情况下,浮游植物通常以含氮的甘氨酸甜菜碱作为渗透压调节物质,当水体氮盐不足时,藻类倾向于生产甘氨酸甜菜碱的类似物—DMSP 来完成渗透压调节的功能,以减轻低氮条件对藻类生长的限制。然而将 Turner 在实验室得到的结论推广到自然海区是困难的。对自然海区的数据,Turner 只证明了以氮盐浓度为标准划分为“高”和“低”的两组数据间藻细胞 DMSP 含量在统计上有显著差别,然而其划分标准 ( $0.2 \mu\text{mol/L}$ ) 与其在实验室的标准 ( $7.1 \mu\text{mol/L}$ ) 相差甚远。在东海的研究结果表明:在低硝酸氮浓度 ( $\text{NO}_3 - \text{N} < 0.5 \mu\text{mol/L}$ ) 情况下,DMSP 与硝酸氮呈正相关,而在高硝酸氮浓度 ( $\text{NO}_3 - \text{N} > 1.0 \mu\text{mol/L}$ ) 条件下,DMSP 与硝酸氮呈负相关。我们对此的解释是:在自然海区,当硝酸氮浓度低到影响浮游植物的生长的水平时,海水中 DMSP 的浓度随浮游植物生产力的下降而下降,这是在低氮盐浓度下 DMSP 与硝酸氮浓度成正相关的原因。这一点还可以从低硝酸氮条件下,叶绿素与硝酸氮、DMSP 与叶绿素之间的显著正相关得到进一步证实。而当环境中的硝酸氮不对浮游植物的生长构成限制时,DMSP 与硝酸氮之间的关系就呈现出 T. Grøne 和 Turner 等的实验中所看到的负相关关系了。即,在硝酸氮限制的条件下,硝酸氮可通过控制浮游植物的生物量控制海水中的 DMSP 浓度,这表现为 DMSP 与硝酸氮之间的负相关;而当环境中的硝酸氮较为充足时,藻细胞对 DMSP 作为渗透压调节物质的需求随硝酸氮浓度的增高而降低,DMSP 与硝酸氮之间的关系表现为负相关。即,自然海区的 DMSP 与硝酸盐关系是一种两段式的相关关系,在硝酸氮浓度低于某一阈值时为正相关,高于此阈值时为负相关。在东海 1994 年春季,该阈值大约在  $0.5 \sim 1.0 \mu\text{mol/L}$ 。应当指出的是,此阈值会随海区、季节以及浮游植物种类等条件不同而变化。

## 主要参考文献

- 《浮游生物》郑重 科学出版社
- 《浮游生物学》集美水产专科学校
- 《海洋生态学》沈国英、施并章编著
- 《海洋浮游生物生态学文集》. 郑重编. 厦门大学出版社
- 《海洋浮游生物学》. 厦门水产学院主编. 农业出版社
- 邓景耀, 赵传纲. 1991. 海洋渔业生物学. 农业出版社. 北京, P686
- 卢继武等. 1992. 长江口区鱼类群聚结构、丰盛度及其季节变化的研究. 海洋科学集刊, 33: 303~340
- 孙儒泳. 1995. 动物生态学原理. 北京师范大学出版社. 北京, 511 页
- 朱鑫华. 1996. 渤海鱼类群落个体数指标时空格局的因子分析. 海洋科学集刊, 37: 163~175
- 朱鑫华. 1998. 渤海鱼类群落生物量指标时空格局的因子分析. 海洋科学集刊, 40: 177~191
- 朱鑫华等. 1994. 黄、渤海沿岸水域游泳动物群落结构时空格局异质性研究. 动物学报, 40(3): 241~252
- 朱鑫华等. 1994. 黄渤海沿岸水域游泳动物群落多样性及其相关因素的研究. 海洋学报, 16(3): 102~112
- 朱鑫华等. 1996. 渤海鱼类群落结构特征的研究. 海洋与湖沼, 27(1): 6~13
- 宋金明. 1997. 中国近海沉积物-海水界面化学. 海洋出版社. 25~36
- 杨纪明等. 1998. 一个海洋食物链能流的初步研究. 应用生态学报, 9(5): 517~519
- 沈国英, 施并章. 1996. 海洋生态学. 厦门大学出版社. 厦门, 249 页
- 沈国英等. 1996. 海洋生态学. 厦门大学出版社
- 沈金鳌、程炎宏. 1987. 东海深海底层鱼类群落及其结构的研究. 水产学报, 11(4): 293~306
- 邱永松. 1988. 南海北部大陆架鱼类群落的区域性变化. 水产学报, 12(4): 303~313
- 费鸿年等. 1981. 南海北部大陆架底栖鱼类群聚的多样性以及优势种区域和季节变化. 水产学报, 5(1): 1~20
- 顾宏堪. 1991. 渤海黄海海洋化学. 科学出版社. 267~291
- 奥德姆 E. P. 1971. 生态学基础. 孙儒泳等译. 1981. 人民教育出版社
- 焦念志等. 1993. 海洋初级生产力结构. 海洋与湖沼, 24(4): 340~345
- 韩舞鹰等. 1998. 南海海洋化学. 科学出版社. 180~183
- 窦硕增. 1996 年. 鱼类摄食生态学的理论与方法. 海洋与湖沼, 27(5): 556~561
- Aleyev, Y. G., 1977. Nekton. W. Junk Publishers, Hague. 435
- Ambler J W, 1980. Species of Munidopsis (Crustacea, Galatheidæ) Occurring off Oregon and in adjacent waters. *Fishery Bulletin*, 78: 13~34
- Amtdt C, Schiedek D, Felbech H, 1998. Metabolic responses of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* to severe hypoxia. *Marine Ecology Progress Series*, 174: 151~158
- Arp A J, Childress J J, 1981. Flood function in the hydrothermal vent vestimentiferan tube worm. *Science*, 213: 342~344
- Arp A J, Childress J J, 1983. Sulfide binding properties of the blood of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila*. *Science*, 219: 295~297
- Begon, M., M. and M. Mortimer, 1981. Population Ecology, A Unified Study of Animals and Plants. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, 200
- Cary S C, Shank T, Stein J, 1998. Worms bask in extreme temperatures. *Nature*, 391: 545~546
- Cavanaugh C M, Gardiner S, Jones M L, et al., 1981. Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones: Possible chemoautotrophic symbiots. *Science*, 213: 340~342
- Chevaldonne P, Desbruyères D, Le Haire M, 1991. Time-series characteristics of the hydrothermal vent tube worm



*Riftia pachyptilla*. *Marine Biology*, 83:109~124

- Childress J J, Fisher C R, 1992. The biology of hydrothermal vent animals: Physiology, biochemistry and autotrophic symbioses. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 30:337~441
- Childress J J, Fisher C R, Favuzzi J A, et al., 1991. Sulfide and carbon dioxide uptake by the hydrothermal vent clam *Calyptogena magnifica* and its chemoautotrophic symbionts. *Physiological Zoology*, 64:1444~1470
- Cowan, J. L. W. and W. R. Boynton. 1996. Sediment-water oxygen and nutrient exchanges along the longitudinal axis of Chesapeake Bay: seasonal patterns, controlling factors and ecological significance, *Estuaries*. 19(3): 562~580
- Cushing D. H., 1981. *Fisheries Biology, A Study in Population Dynamics*. The University of Wisconsin Press, Wisconsin, 295
- Desbruyères D, Chevaldonné P, Alayse A M, et al., 1998. Biology and ecology of the "Pompeii worm" (*Alvinella pompejana*), a normal dweller of an extreme deep-sea environment: A synthesis of current knowledge and recent development. *Deep-sea Research II*, 45(1-3):383~422
- Desbruyères D, Danet A M A, Ohta S, 1994. Deep-sea hydrothermal communities in southwestern Pacific backarc basins (the N. Fiji and Lau Basins): Composition, microdistribution and food web. *Marine Geology*, 116: 227~242
- Dunbar, M. J., 1979. *Marine production mechanism*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Fisher C R, Childress J J, Oremland R S, et al., 1987. The importance of methane and thiosulfate in the metabolism of the bacterial symbionts of two deep-sea mussels. *Marine Biology*, 96:59~71
- Gaill F, Weidemann H, Mann K, et al., 1991. Molecular character of cuticle and interstitial collagens from worms collected at deep-sea hydrothermal vents. *Journal of Molecular Biology*, 221:209~223
- Grassle J F, 1988/1989. A Plethora of unexpected life. *Oceanus*, 27(4):41~46
- Gray, J. S. 1981. *The ecology of Marine Sediments*. Cambridge University press. 15~25
- Hagerman L, Sandberg E, Vismann B, 1997. Oxygen-binding properties of haemolymph from the benthic amphipod *Monoporeia affinis* from the Baltic. *Marine Biology*, 130:209~212
- Hart S R, Blusztajn J, 1998. Clams as recorders of ocean ridge volcanism and hydrothermal vent field activity. *Science*, 280(5363):883~886
- Johnson K S, Beehler C L, Sakamoto-Arnold, et al., 1986. In situ measurements of chemical distributions in a deep-sea hydrothermal vent field. *Deep-sea Research*, 35:1711~1722
- Jones D S, 1993. A new neolepas (Cirripedia: Thoracica: Scalpellidae) from an abyssal hydrothermal vent, Southeast Pacific. *Bull. Mar. Sci.*, 52(3):937~948
- Jones M L, 1981. The Vestimentifera: their biology, systematic and evolutionary patterns. *Oceanologica Acta*, 8: 69~82
- Julian D, Dalia W E, Arp A J, 1998. Neuromuscular sensitivity to hydrogen sulfide in the marine invertebrate *Urechis caupo*. *Jour. Exp. Bio.*, 201:1393~1403
- Juniper S K, Jonasson I R, Tunnicliffe V, et al., 1992. Influence of a tube-building polychaete on hydrothermal chimney mineralization. *Geology*, 20:895~898
- Juniper S K, Thompson A J, Calvert S E, 1986. Accumulation of minerals and trace elements in biogenic mucus at hydrothermal vents. *Deep-sea Research*, 33:339~347
- Kaartvedt S, Van Dover C L, Mulliniaux L S, et al., 1994. Amphipods on a deep-sea hydrothermal treadmill. *Deep-sea Research I*, 41(1):179~195
- Kinne, O., 1978. *Marine ecology IV: dynamics*. John Wiley & Sons
- Lonsdale P, 1977. Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spread-

- ing centers. *Deep Sea Research*, 24:857~863
- Lutz R A, 1992. The biology of deep-sea vents and seeps. *Oceanus*, 34:75~83
- MacDonald I R, Boland G S, Baker J S, et al., 1989. Gulf of Mexico chemosynthetic communities II: spatial distribution of seep organisms and hydrocarbons at Bush Hill. *Marine Biology*, 101:235~247
- MacDonald I R, Reilly J F II, Guinasso N L, et al., 1990. Chemosynthetic mussels at a brine-filled pockmark in the northern Gulf of Mexico. *Science*, 248:1096~1099
- McLean J H, 1990. Neolepetopsidae, a new docoglossate limpet family from hydrothermal vents and its relevance to patellogastropod evolution. *J. Zool., Lond.*, 222:485~528
- McMullin E R, Bergquist D C, Fisher C R, 2000. Metazoans in extreme environments: Adaptations of hydrothermal vent and hydrocarbon seep fauna. *Gravitational And Space Biology Bulletin*, 13(2):13~23
- Millero F J, 1986. The thermodynamics and kinetics of the hydrogen sulfide system in natural waters. *Marine Chemistry*, 18:121~147
- Moore J C, Dan Orange, 1990. Interrelationship of fluid venting and structural evolution: Alvin observations from the Frontal Accretionary Prism, Oregon. *J. Geophy. Res.*, 96(B6):8795~8808
- Newman W A, 1989. Juvenile ontogeny and metamorphosis in the most primitive living sessile barnacle, *Neoverruca*, from abyssal hydrothermal springs. *Bull. Mar. Sci.*, 45(2):467~477
- Nix E R, Fisher C R, Vodenichar J, et al., 1995. Physiological ecology of a mussel with methanotrophic endosymbionts at three hydrocarbon seep sites in the Gulf of Mexico. *Marine Biology*, 122: 605~617
- Parsons, T. R., et al., 1984. Biological oceanological process. Pergamon Press, Oxford, UK
- Pitcher, T., 1982. Fisheries Ecology. Croom Helm, London, 414
- Powell M A, Somero G N, 1983. Blood components prevent sulfide poisoning of respiration of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila*. *Science*, 219:297~299
- Progress Series, 7: 247~252
- Rau G H, Hedges J I, 1979. Carbon-13 depletion in a hydrothermal vent mussel; Suggestion of a chemosynthetic food source. *Science*, 203:648~649
- Rothschild, B. J., 1986. Dynamics of Marine Fish Population. Harvard University Press, Cambridge, 277
- Sanders N K, Childress J J, 1992. Specific effects of thiosulfate and L-lactate on hemocyanin-O<sub>2</sub> affinity in a brachyuran hydrothermal vent crab. *Marine Biology*, 113:175~180
- Sibuet M, Olu K, 1998. Biogeography, biodiversity and fluid dependence of deep-sea cold-seep communities at active and passive margins. *Deep Sea Research II*, 45(1-3):517~540
- Song Jinming, Zhan Binqiu, Li Pengcheng, 1996, Dissolved oxygen distribution and O<sub>2</sub> fluxes across the sea-air interface in East China Sea. *Chin. J. Oceanol. Limnol*, 14(4):297~302
- Thomsen, L., and G. Graf. 1994. Boundary layer characteristics of the continental margin of the western Barents Sea. *Oceanologica Acta*. 17(6):579~607
- Tunnicliffe V, McArthur A G, McHugh D, 1998. A biogeographical perspective of the deep-sea hydrothermal vent fauna. *Advances in Marine Biology*, 34:353~442
- Turner R D, Lutz R A, 1984. Growth and distribution of Molluska at deep-sea vents and seeps. *Oceanus*, 27:55~62
- Valiela, I., 1984. Marine ecological process, Springer Verlag, New York Inc
- Villanueva R, Segonzac M, Guerra A, 1997. Locomotion modes of deep-sea cirrate octopods (Cephalopoda) based on observations from video recording on the Mid-Atlantic Ridge. *Marine Biology*, 129:113~122
- Walf, E., A. Stigebrandt and L. Rahm, 1990. Nutrient dynamics of the Baltic. *AMBIO*. 14:126~133
- Yang Jiming, 1982. A tentative analysis of the trophic levels of North Sea fish. *Marine Ecology*



## 第五章 实验海洋生物学与海洋生物技术

实验海洋生物学是海洋生物学的重要分支学科。与其他以观察和记录为主要手段的描述性生物学科(如形态解剖学和系统分类学)不同,实验海洋生物学是利用物理、化学、生理、生化等实验方法,建立特定的实验体系,进行海洋生物材料离体或活体的实验分析,以研究海洋生物的生命活动规律,根据科学研究的目作出实验设计,利用科学仪器和设备建立实验条件,在整体、细胞和分子水平上对海洋生物进行研究的一门学科。其研究的内容涉及到生物学的多个分支学科,如生态学、生理学、发育生物学、遗传学等等。因此,随着实验海洋生物学的深入研究,人们利用积累的大量有关海洋生物的生命活动规律的基础知识,达到更加深刻地认识海洋生物的目的。

海洋生物技术是生物技术与海洋生物学相结合的产物,是生物技术应用与海洋生物资源开发所发展起来的应用基础学科,是在海洋生物个体、细胞和分子水平上对有经济价值的海洋生物品种进行人工改造的工艺学或工程学,包括遗传育种技术、细胞工程、基因工程和蛋白质工程等。按照广义的生物技术定义,海洋生物技术研究的内容包括利用海洋生物或其组成部分生产有用的生物产品,以及定向改良海洋生物遗传特性的综合性科学技术(Attaway & Zaborsky, 1993)。虽然在几千年前,人们已经用生物技术生产食品,但直到近二三十年,随着分子生物学的诞生和广泛应用,生物技术才给人们带来了意想不到的成就(Powers, 1990)。因此,分子生物学技术在海洋生物技术中占据着核心地位。

### 第一节 实验海洋生态学

#### 一、封闭式养殖条件的建立

以前,生物学家进行海洋生物的实验和研究局限于靠近海的地区。近 20 年来,封闭式养殖系统的发展,使人们可以在距离海岸线几百公里的内陆养殖海洋生物。这方面的研究进展主要有以下两点:一是稳定的人工海水的开发,使人们不必依赖天然海水来进行人工养殖和暂养;二是基于对封闭系统内水的合理管理,养殖技术有了迅速的提高。

在封闭式养殖系统中,海水要经过过滤和回收,而不是用泵从大海中吸取新鲜海水,然后再将废海水直接排走。封闭系统的优点在于:与开放系统相比,封闭系统提供了一个有利条件——稳定而且可再生的水的供应。研究者们发现,在开放

系统中养殖海洋生物,由于水质污染、水温波动和可能引来的掠食者和致病物质,造成很大的风险。当然封闭系统也存在成本高,管理要求严格的问题。如果管理不当,封闭的海水很快就会变质,导致养殖的生物大量死亡。事实上,海水水质的重要性远远超过其他养殖因素,甚至包括营养条件。

目前,封闭系统的建立主要以水族箱的形式为模式。水族箱有多种式样,下面以一种水族箱为例,说明一个封闭式养殖系统的建立过程。建立一个小型水族箱所需设备如下:

全玻璃水族箱、砂砾、细砂滤板、气泵、三通管、通气管、气头、外部滤器、过滤用纤维、活性炭、加热器、平板玻璃盖和海水等。

一个水族箱应当是全玻璃的,这样可以避免生锈。所有的新水族箱应当先灌满自来水并放置2~3天。将细砂滤板(subgravel filter plate)放在水族箱内并浸没于自来水中。浸泡过程可以使那些在水族箱的制作和运输中所吸附的任何水溶性残渣溶解,也可以检查是否漏水,使工作人员在加入海水和动物之前来得及修补渗漏处。浸泡结束后,用足量的自来水充分冲洗水族箱和滤板,接着,冲洗砂砾,直到水变清为止;然后,将砂砾平摊在滤板上,砂砾层至少应当有8cm厚。砂砾层和滤板通常合称为滤床(filter bed)。

将气泵、“T”型或“Y”型三通管和滤板用通气管联接起来。外部滤器中应当填充活性炭至半满,在活性炭上面再放上聚酯过滤纤维。在将外部滤器安装好并用通气管连接好之后,加入海水并将加热器浸没于水中,打开加热器开始加热。在水温稳定在所需要的范围内24小时后,才能将养殖动物放入水族箱。

盖上水族箱的玻璃盖。尽管所加入的海水可能是非常干净的,但仍应当启动外部滤器,使水循环几小时。在加入动物之前,应当使系统稳定运行48小时以上。

这样,一个养殖系统就建立起来了。在正式实验前,最好先检查一下各部分的工作情况。表13列出了水族箱各部分所起的作用。

表 13 水族箱各部分的功能

设 备	组 件	功 能
滤 床	砂 砾 滤 板	生物过滤和机械过滤 支持/循环
空气循环 系统	气泵、通气管 气 头	循 环 搅 拌
外部滤器	过滤用纤维活性炭 通气管、虹吸管	机械过滤 化学过滤循环
加热器	—	温度调节



## 二、海洋动物行为的研究

目前,对于陆生动物的行为研究比较深入,研究海洋动物行为的文献报道比较少。这主要是由于观察的困难,使研究水环境中动物行为受到限制。水-空气界面所造成的光线折射、海水的浑浊和深水区光线过暗等原因,给直接观察动物的行为带来了极大的不便。尽管如此,海洋动物行为的研究已经引起了越来越多研究人员的注意,因为研究它们的系统发生和生物多样性具有十分重要的科学价值,而且它们代表了各种各样的对环境的适应性变化。海洋中的物种最丰富,而且有些类群只生活在海洋中。如头索动物(文昌鱼)、尾索动物(海鞘)、头足类、棘皮动物以及大多数甲壳类动物等都生活在海洋。要彻底了解动物行为与它们所代表的不同类型神经组成之间的关系,必须深入研究这些类群的动物行为。20世纪60年代,人们开始注重对海洋动物的行为进行原位研究(in situ research 或 in situ study)。所谓原位研究,就是利用潜水技术或潜水设备,在一定海区内,对研究对象进行直接观察和测量。由于水族箱不能提供种类繁多的海洋环境,也不能完全模拟各种生物的和非生物的条件,而自然环境可以提供进行行为实验所需的更为有利的条件,这就使原位研究显得十分必要。

对海洋动物行为进行原位研究的方法,大致可分为3种:①研究人员直接观察;②通过远程观测装置的间接观察;③两者的综合使用。直接观察是指研究人员借助于潜水面罩和通气管、各种呼吸装置、载人潜水器等工具,亲临实验海区进行观察;或者是在水上、空中通过空气-海水界面进行观察以及通过玻璃底的水桶、船上的观察孔等进行观察。间接观察是指研究人员借助于水下摄影器械、水下电视、被动式声音检测器、水下遥测技术和声纳技术等手段,对研究对象进行观察。

## 三、海洋生态野外实验

海洋生态野外实验(field experiments in marine ecology),是采用实验手段在研究生物体与它们生存的环境之间相互关系的一门学科。

野外实验(field experiments)与实验室实验(laboratory experiment)显著不同。在经典的实验室实验中,除去所研究的因子外,所有的因子都受到严格的控制。在野外实验中,则不能使用这种方法。因为,在经典的实验室实验中,需要使生物体所处环境的各种因子都保持恒定,而且任何生物个体之间的相互作用都被排除。如果某种生物来自于物质、能量等环境因子都处于变动状态的天然的开放系统(natural open system),将它们放入一个封闭的恒定的实验室容器中之后,那么我们有充足的理由相信,它们是不会正常生活的。尽管经典的实验室实验在组织、细胞和亚细胞组分等微观水平的研究中非常有用,但用经典实验室实验方法得出的

结论有相当的局限性。这是因为:① 在一个人工环境中缺乏那些在一个生物群落中所具有的生物学因子;②不可能完全模拟野外的物理和化学环境;③在自然界中,环境因子代表了一个不可分离的系统。任何一个因子的改变-无论是否是生物的因子-都将影响所有的其他因子。此外,在理想的实验海洋生态学实验中,研究人员只操作一个特定的因子,而使其他因子自然地变动着。这就意味着只能研究小型的生态系统,因为操纵一个大型生态系统是很困难的。

海洋生态野外实验的研究内容涉及物理学因子的实验操纵和生物学因子的实验操纵。前者包括温度、光照、化学环境、水的运动、水质、基底和物理屏障等;后者包括单一物种群体内的情况和多物种之间的关系。

## 第二节 发育与进化

### 一、海洋生物胚胎发育的研究概况

在胚胎发育的研究历史上,海洋生物始终受到研究者的高度重视。使用海洋动物进行发育研究的有利之处在于:①海洋动物绝大多数是卵生,所产的卵直接排于水中,便于研究者收集和观察;②海洋动物产卵量大,如一只雌性文昌鱼在产卵季节一次可产几千枚卵;③某些海洋动物,如海胆、海鞘和文昌鱼的受精卵为均黄卵,卵裂时卵黄分配到各个卵裂球中,在发育早期,卵裂球分离后仍能独立发育,易于进行胚胎手术和实验操作。

海胆是应用最早的实验材料。通过对海胆胚胎发育的研究,人们初步认识了发育的基本过程。直到今天,仍有许多发育生物学家以海胆为实验材料,在分子水平上探讨其发育机制。海鞘(ascidian)也是研究者常用的实验材料。海鞘属于脊索动物门中的尾索动物亚门(Urocordata),也称为被囊动物(tunicate)。海鞘由于是脊椎动物亚门的近亲,因此也受到了一定的重视。上世纪 30 年代,童第周用活体染色法研究了海鞘预定器官形成物质在卵中的分布。在这一基础上,又进一步用移位、重组、分离等手术,研究 8 细胞时期,分裂球的发育能力。Nishida 对日本产的一种海鞘(*Halocynthia roretzi*)进行了多年的研究,弄清了其早期发育中的胚胎细胞谱系(cell lineage),并对其早期发育决定子的作用进行了深入研究。在此基础上,Wada 等克隆了海鞘(*Halocynthia roretzi*)的一个 LIM 类同源框基因 *Hrlim*,并对该基因在早期发育中各谱系细胞的表达情况和可能的作用进行了分析。最近,Wada 等通过对海鞘 Ptx 基因的研究,提出了海鞘也具有类似脊椎动物的三部脑(triparte)的发育模式。此外,一种褐藻(*Fucus*)和一种单细胞绿藻(*Acetabularia*)也被用来研究海洋植物的发育。



## 二、文昌鱼的进化地位和研究意义

文昌鱼属于脊索动物门中的头索动物亚门,是海洋动物发育生物学研究中最具有研究价值的实验动物研究材料。历史上在脊椎动物起源的研究方面占据着重要的地位,因此在 19 世纪发表了大量的有关文昌鱼的研究论文。然而在 20 世纪,直到最近,当分子生物学的研究使人们回想起文昌鱼作为脊椎动物进化中的一个关键的中间过渡类型时,文昌鱼才重新受到人们的重视。文昌鱼被认为是脊椎动物的亲缘关系最近的活近亲。比较胚胎学和解剖学的研究告诉我们,文昌鱼是脊椎动物进化过程中间阶段动物的后代。因此,在形态学和解剖学上,文昌鱼可能是脊椎动物的原型(archetype)动物。此外,来自分子进化研究的证据也揭示出,头索动物是脊椎动物的姊妹类群。正如达尔文所说“是指示脊椎动物起源的钥匙”,因此文昌鱼研究在生物学理论上具有重要价值。

文昌鱼研究的重要性还在于,依据进化理论,将其他动物与文昌鱼的进化地位进行比较时,可以对其他动物的研究起指导作用。例如,最近国外某生物学家计划从虾中克隆胰岛素样生长因子(insulin-like growth factor, IGF)基因,结果历时几个月、耗资上万美金仍一无所获。其实,早在几年前就已经发现,在文昌鱼中,不存在单独的胰岛素(insulin)基因和单独的 IGF 基因,文昌鱼只有一个 insulin/IGF 基因,该基因与高等动物的胰岛素基因和 IGF 基因的同源性基本相同,因此很难断定该基因是胰岛素基因还是 IGF 基因。既然在文昌鱼中都不存在单独的 IGF 基因,在比文昌鱼的进化地位低得多的虾(属于节肢动物门)中,也必然不会存在单独的 IGF 基因。上面提到的那个生物学家,如果他在实验前认真检索一下文昌鱼方面研究进展的话,恐怕就不会去寻找一个根本不存在的基因了。

## 三、文昌鱼的实验胚胎学研究

Wilson(1893)和 Conklin(1933)曾对文昌鱼进行过实验研究。他们的结果虽有些矛盾,但总的看法是一致的,即在四裂球时期以后,卵子失去调整能力,发育基本上是镶嵌型的,没有调整作用,也没有诱导现象。但他们的实验方法过于简陋,因此自 1950 年开始,童第周等用了 10 年左右的时间对此进行了深入细致的研究。童第周首先解决了在实验室中饲养文昌鱼并使之经常产卵的问题,然后设法控制温度,延长它们的产卵时间,并进一步完成人工授精,获得了人工授精的卵子。在此基础上,从分离卵裂球研究卵子的调整能力出发,逐步深入研究卵裂球之间的相互关系、胚层之间的相互关系以及诱导作用等。这些研究,不仅纠正了过去的某些不正确的观点,而且使我们对文昌鱼的发育机制有了了解。由于文昌鱼所处的进化地位,这方面的了解对于系统发育是特别重要的。许多在较高等的脊椎动物中

所熟知的现象,在文昌鱼中也得到了证实。这说明,在系统发育中,一旦从无脊椎动物分化出来,胚胎发育的基本机制就确立了。进化到高等脊椎动物,只是在此基础上在细节上更细致更复杂化而已。另一方面,从卵裂球层的移植与不同卵裂球的配合,揭示出文昌鱼卵子中可能存在着自动物极到植物极和自植物极到动物极的双梯度。这一情况与海胆卵子中的很相似,为脊椎动物在系统发育中起源于棘皮动物的见解,从发育机制上提供了论据。

## 四、文昌鱼细胞分化的研究

分化是指从受精卵向细胞类型专一化的细胞逐步发育的过程。在卵子早期分化研究方面,以往欧美的学者都认为,低等脊索动物,如文昌鱼和海鞘卵子的细胞质的分化,始于受精时细胞质的激烈运动。1980年前后,吴尚懃等通过实验证明,这种细胞质的局部定位与上述运动无关,而是在未受精的成熟卵子中就已经存在,从而把卵子细胞质分化于受精之时,推进到受精前的成熟卵子中。她认为,不能片面强调细胞核的作用,而否定细胞质与细胞核的相互作用以及环境的影响。这一发现,为探索胚胎早期分化的机制指明了方向。

20世纪80年代初,张培军用蛋白质双向电泳方法,分析了文昌鱼不同时期胚胎的蛋白质种类和含量的变化,为从分子水平研究文昌鱼的细胞分化奠定了基础。

## 五、遗传、发育、进化统一理论与文昌鱼研究

### (一) 统一理论的提出和进展

近代生物学的两大理论基石是进化论和细胞学说。早在19世纪末,德国生物学家魏斯曼就曾试图在对细胞进行研究的基础上建立遗传、发育和进化统一的理论,但没有成功。此后,美国细胞学家E. B. 威尔逊,基因论的创建者美国遗传学家和实验胚胎学家T. H. 摩尔根以及美国生理遗传学家R. 戈尔德施密特等人,都曾指出遗传和发育的统一以及遗传、发育和进化的统一问题。尽管他们当时明确地指出了问题的重要性和研究方向,但限于当时的科学发展水平未能找到具体的解决途径。所以,遗传、发育和进化的统一问题是历史遗留下来,有待解决的一个重大理论任务。

近30多年来,生物学,特别是分子遗传学的迅速发展,使从分子水平上解决这一问题的条件逐渐成熟起来了。分子遗传学对遗传信息传递的“中心法则”的发现,揭示了遗传、发育和进化的共同物质基础和内在联系。而近十几年来,对同源框基因(homeobox gene)的研究,使得对这一问题的探索日渐明朗。目前,世界上许多实验室已经或正在将同源框基因的研究融入自己原有的研究内容中,并试图



借此机会在自己的研究领域中,逐步阐明遗传、发育与进化的统一。其中对经典的模式动物,如秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)、黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)、文昌鱼(*Amphioxus*)、海鞘(*Halocynthia roretzi*)、斑马鱼(*Zebrafish*)、非洲爪蟾(*Xenopus laevis*)和小鼠等的研究尤受重视。由于对果蝇的遗传学已经有了很深刻的了解,所以果蝇的同源框基因研究开展得最早、进展最迅速。现在已经建立起果蝇胚胎体节分化阶段的基因调控网络模型。从果蝇分子发生遗传学研究得出的最主要的结论是:①个体发育过程是受遗传程序控制的;②进化过程中形态变化主要是控制发育过程的调节基因变异的结果;③这些遗传程序变化的历史记载在基因组的结构中,即与进化有关。

## (二) 文昌鱼的同源框基因研究——解析进化与发育的工具

十几年以前脊椎动物 Hox 类同源框基因的发现给全世界的发育生物学家以极大的鼓舞,人们期待着在不同的动物物种之间发现共同的图式形成机制(patterning mechanisms)。经过十几年的深入研究,发现在大多数真核生物中都有同源框基因。其中有几类同源框基因的生物学功能在进化中高度保守,但在不同的分类单元中,基因的数目、基因组的组织形式和基因表达等方面却有着细微的差异。有人认为,同一类同源框基因在不同的分类单元中的数目和表达的差异与这些动物躯体设计的进化(body plan evolution)有关。目前,P. W. H. Holland、K. Yasui 和王勇等克隆了文昌鱼的多个同源框基因,并作了遗传、发育与进化上的分析。

果蝇的 8 个 HOM 基因只形成一个基因簇(gene cluster),而脊椎动物(如小鼠)的 Hox 基因形成了 4 个基因簇。果蝇的 HOM 基因簇与脊椎动物的 Hox 基因簇之间的比较,提示文昌鱼应当拥有在染色体上成簇存在的几个 Hox 基因,这些基因在胚胎发生过程中在躯体设计的区域化方面发挥作用。文昌鱼的 Hox 基因已经被克隆出来,并作了染色体步行(chromosome walking)分析。染色体步行分析的结果显示文昌鱼的 Hox 基因都位于同一条染色体上,即这些 Hox 基因形成了一个基因簇。这一基因的跨度为 270kb,至少含有 10 个 Hox 基因,其中 AmphiHox-1 位于 3'-末端,即最下游;AmphiHox-10 位于 5'-末端,即最上游;其他 8 个 Hox 基因在二者之间依次排列。每一个文昌鱼 Hox 基因均能归入一个特定的小组中去。例如,AmphiHox-1 和属于第 1 小组的三个脊椎动物的 Hox 基因(Hoxa-1, Hoxb-1 和 Hoxd-1)最相似。这些相似性揭示,脊椎动物的 4 个 Hox 基因簇是经过两次复制而产生的,而复制过程必定是在文昌鱼系动物产生进化分支之后发生的;也就是说,在脊椎动物起源时发生的。最近,来自其他分类单元的研究资料也支持这一观点。因此,可以认为,文昌鱼的基因组保留了脊椎动物的祖先所具有的 Hox 基因簇的组织形式。

小鼠和人的 Hox 基因在 4 条染色体上形成了 4 个 Hox 基因簇, Hox 基因簇的复制与其他几个基因家族的复制是同时发生的。最近的研究资料证实, 与 Hox 基因的情形相似, 另外几个基因家族, 在脊椎动物中是多基因家族, 而在文昌鱼中则是单个基因。因此, 在进化过程中, 文昌鱼和脊椎动物分离开后, 脊椎动物的同源框基因和其他一些基因就开始了复制。Sharman 和 Holland(1996)所做的几个基因家族的系统发育分析揭示, 在脊椎动物起源的时期, 发生了两次基因复制(见图 21): 第一次是在头索动物产生新的进化分支后, 就恰好在脊椎动物起源时发生的; 第二次发生在有颌类(高等脊椎动物)起源时。经过两次基因复制, Hox 基因在染色体上形成了 4 个基因簇。这些新基因的产生可能在脊椎动物起源中起着重要作用: 冗余复制的基因导致了动物表型的变化, 并且可能通过变异获得了新的功能, 从而负责脊椎动物所特有的发育事件。

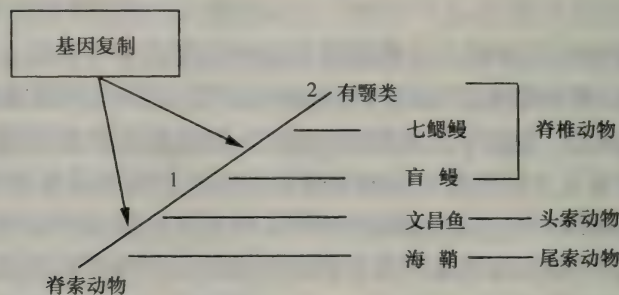


图 21 脊索动物之间的系统进化关系(示根据 Hox 基因簇的数目推测的基因复制时间)

脊椎动物头的起源问题, 早在 100 多年以前就有人进行过探讨。比较流行的一个假说是由 Stieda 在 1873 年提出的。这一假说认为: 脊椎动物的整个脑部结构同源於文昌鱼的脑泡(cerebral vesicle)。还有人认为: 脊椎动物脑的一部分或全部与文昌鱼的脑泡加上神经管的前部, 具有同源性。Holland 等认为, 通过对文昌鱼和脊椎动物 Hox 基因表达图式之间的比较, 可以解释这一问题。Holland 等发现, 文昌鱼的 *AmphiHox3* 基因在神经胚阶段的表达有着严格的区域边界, 其前部边界与第四和第五肌节之间的肌隔相平行, 即神经管的第一色素点之前。与 *AmphiHox3* 同源的脊椎动物的 Hox 基因(*HoxA3*、*HoxB3* 和 *HoxD3*)的表达也有类似情况, 即在神经管的前部区域不表达。由于两种动物的躯体设计(body plan)在空间上的同源性常常可以用来推测它们的演化过程。因此, Holland 等认为, 脊椎动物的脑与文昌鱼的脑泡加上第 4 体节之前的神经管部分具有同源性。

最近, 在研究文昌鱼 *AmphiOtx* 同源框基因的表达图式时又有了新的发现。他们发现文昌鱼 *AmphiOtx* 基因与脊椎动物 *Otx* 基因有着相似的表达图式, 即都在眼区表达, 因此认为文昌鱼的单个的眼点与脊椎动物的成对的眼在进化上是同源的; 还发现文昌鱼的底板前缘的区域, 即漏斗形器官(*Infundibular organ, IO*)和脑泡中也表达 *AmphiOtx* 基因, 而脊椎动物的间脑室顶(*diencephalic roof*)的亚联



合器官(subcommissural organ, SCO)也表达 *Otx* 基因,且与 IO 在功能上相似,都产生莱斯纳氏纤维(Reissner's fibre)(一种非细胞纤维,存在于脊索动物神经沟中,与神经元的生存有关)。因此,该结果认为文昌鱼腹侧的 IO 与脊椎动物背侧的 SCO 在进化上也是同源的;同时这一结论提示,在进化中,头索动物和脊椎动物分离之前,它们的祖先动物就有了分化的脑部结构。

从以上分析可以看出,由于文昌鱼具有特殊的进化地位,因此在进化与发育的研究中,文昌鱼具有其他物种所不可替代的作用。而以文昌鱼同源框基因的研究为出发点,进而研究与同源框基因相关的发育现象和物种之间的进化关系,则可以把遗传、发育和进化的统一问题聚焦于文昌鱼这一物种,并进行深入研究。在此基础上,再拓宽研究范围,逐步建立起遗传、发育和进化统一的理论。

遗传、发育和进化的统一问题是生物学最根本的理论问题。从 19 世纪末魏斯曼提出这一问题以来,吸引了几代生物学家的注意。未来生物学将在弄清楚人类和其他动物的基因组结构,“遗传语言”破译的基础上,阐明控制发育的遗传程序及其进化,并进一步从发育机制的进化阐明形态进化。最终将在分子水平上实现遗传、发育和进化的理论大综合。

### 第三节 遗 传 学

海洋生物中,由于海藻生活周期短,且易于操作,因此海藻的遗传学研究开展得较好,从经典遗传学到分子遗传学,都有一定的工作积累。与海藻相比,海洋动物的性成熟周期普遍比较长(少则 1 年,多则 3~5 年),因此较难开展经典的遗传学研究,只是近一二十年来,陆续开展了一些同工酶谱分析和分子遗传标记的研究。最近,随着人类基因组计划的研究进展,有的国家已经启动了海洋动植物的基因组计划。

#### 一、海藻遗传学

提到海藻遗传学,人们不会忘记挪威的 Ejeld 和 Løvlie 在 20 世纪 60 年代以石莼为材料的开创性工作。他们研究了石莼的自发突变和诱发突变,并收集和培养了许多突变型藻体。他们的目的是研究突变基因在发育过程中作用时间及作用方式。从 20 世纪 70 年代起, J. P. van der Meer 以江蓠属的 *Gracilaria tikvahiae* 为材料,从诱发突变开始,通过经典的遗传分析和现代生物学研究,试图用遗传学方法为工具解决海藻研究中的一些问题。从遗传学的观点来看,这是最成功的一个研究对象的物种。在褐藻的遗传研究中,方宗熙等从 20 世纪 60 年代起就进行了自交系育种和数量性状遗传的研究,20 世纪 70 年代又进行了单倍体育种的研究。大型褐藻不易在实验室内培养,又具有不等世代型生活史,因此,许多遗传学家都

认为它不是解析遗传学研究的好材料。但是,我国的遗传学家解决了一系列复杂的问题,在工作中既解决了理论问题,又创造了社会效益和经济效益。

## (一) 海藻遗传学的研究方法

在遗传学研究中,自发突变发生频率低,不易发现。这样就很难研究海藻的遗传规律。提高突变率的方法是解析诱变处理。N-甲基-N'-硝基-亚硝基胍(N-methyl-N'-Nitro-N-Nitrosoguanidine, MNNG)对海藻有着明显的诱变效果。用紫外线处理幼配子体甚至幼孢子体也可以起到诱变的效果。另外,还发现了耐低温突变和温度敏感型突变。

如果有几个表型相似的突变体,可以用互补实验来确定这两个或两个以上的突变是不是同一个基因上的突变。如果是同一个基因的突变,则F<sub>1</sub>四分孢子体为突变型;如果突变发生在不同基因上,那么F<sub>1</sub>四分孢子体因基因互补而呈现野生型。互补实验是从功能角度来分析问题,不能互补的基因在同一个顺反子上。基因内重组的频率可以表示两个基因位点之间的距离。

## (二) 海藻遗传学研究中的几个问题

野生型的江蓠为红褐色。在色素突变体中,比较常见而且生长比较旺盛的是绿色突变,另外还有黄绿色、蓝绿色、黄色、淡红色以及紫色的突变型。现已查明,光合色素组成比例的变化使藻体颜色发生了变化。光合色素组成的变化往往带来光合器官结构和功能的变化。互补实验表明,光合色素的遗传基础涉及到许多个基因,而且包含有细胞核基因和细胞质基因。这些工作对阐明光合色素的结构和功能、光合进化以及提取某种有用的生物物质为目的的应用性研究,都是很有意义的。

张学成等曾得到江蓠从单倍体到四倍体的配子体系列。三倍体和四倍体的配子体是不育的。从生长发育的情况来看,单倍体和二倍体的藻体是正常的,生长速度也无明显差异,三倍体的配子体生长缓慢,藻体畸形,四倍体的配子体则呈现严重畸形。可见,在某些情况下,多倍体不是倍数越多越好。这里牵涉到一个核质关系的问题,如果细胞核物质增加了很多而细胞质并没有相应的增长,细胞的生理生化性能受到影响,从而使藻体畸形。

不稳定突变,或者说由跳跃基因引起的突变,最早是20世纪40年代在玉米中发现的,以后又在大肠杆菌、果蝇和几乎所有的深入进行过遗传学研究的生物中发现了这一现象。在石莼和江蓠中也发现存在这一现象。张学成等对不稳定突变的基因传递规律进行过归纳总结。



## 二、海洋动物遗传标记的研究

自 20 世纪 80 年代起,已采用了多种方法对海洋生物的遗传多样性进行监测。这些方法包括:同工酶电泳技术、线粒体 DNA 技术、限制酶切片段长度多态性技术和随机扩增多态性 DNA(random amplified polymorphic DNA, RAPD)技术等。现已在诸多的同工酶谱和限制酶切 DNA 片段中,筛选了一些已在长期自然选择下固定下来的种间或种群间特有的遗传差异作为遗传标记或特征遗传位点,以此进行鱼、虾、贝、藻的种群遗传结构和遗传育种中种质的鉴定等。随着人类基因组计划的快速发展,开展海洋生物的基因组计划势在必行,而筛选海洋生物的遗传标记则是这项工作的基础。

### (一) 同工酶技术

同工酶是指能催化同一种化学反应,但其酶蛋白本身的分子结构组成却有所不同的一组酶。同工酶技术已经成为生化遗传学的重要研究手段。

相建海等于 20 世纪 90 年代初开展了“主要虾贝种质资源的生化遗传学研究”,旨在查清我国主要虾贝原种种质资源的生化遗传背景。研究中主要是发展和应用同工酶电泳及酶谱分析等技术。研究者以所建立的适宜的电泳系统和获得的稳定的酶谱。初步分析了中国对虾的 13 种酶、海湾扇贝的 5 种酶的表达特性,基本确定了各种酶的同工酶谱特征,包括酶带的条数、组织表达差异、编码位点和多态性与否等。结果表明,各种酶均显示不同程度的组织表达差异性,并筛选出中国对虾的 4 种酶为多态性的同工酶。对中国对虾、日本对虾、周氏新对虾、鹰爪虾、戴氏赤虾和细巧仿对虾的 8 种同工酶的比较研究表明,所分析的 8 种同工酶在酶谱上均表现出不同程度的种属间差异。此外,亲缘关系较近的种类其同工酶谱也较为相似,反之,亲缘关系较远的种类其同工酶谱的差异也越大。

王可玲等用淀粉胶和聚丙烯酰胺凝胶电泳,分析了中国近海带鱼(*Trichiurus*)9 个取样群体 472 尾鱼的 11 种同工酶,进行了生化遗传分析,共记录出 24 个基因座位,各取样群体遗传相似度和遗传距离的计算表明,中国近海的带鱼不是过去认为的一个种,2~5 个种群,而是存在三个不同的种,8 个种群。

### (二) 线粒体 DNA 的限制性酶切分析

从 20 世纪 80 年代起,线粒体 DNA(mitochondria DNA, mtDNA)的遗传学研究逐渐成为热点。因为 mtDNA 结构简单,与拥有  $4 \times 10^8$  到  $4 \times 10^{11}$  个碱基对的多细胞动物的核基因组相比,比其最小者小 25 000 倍;在不同物种间 mtDNA 上的基

因成分相对稳定,很少受到序列重排的影响;另一方面,mtDNA 又具有广泛的种内和种间多态性,且为母性遗传,在亲缘关系相近的物种间其进化速度比核基因快,因而它为从分子水平上研究种群遗传学和进化遗传学提供了理想的研究对象。

目前,对脊椎动物的 mtDNA 了解的比较清楚。脊椎动物 mtDNA 是一条环状的双股分子;线粒体基因组中没有居间序列;基因间的间隔序列要么没有,即使存在也仅由一到几个核苷酸组成;基因、转录物和产物呈现完全的共线性关系。

mtDNA 的限制性内切酶分析首先是从细胞中分离出纯 mtDNA,然后分别用识别序列不同的限制性内切酶消化处理,切割成大小不同的片段,再通过凝胶电泳将这些片段按分子量大小分离开来,并通过染色或放射自显影技术显示,供分析之用。

因为 mtDNA 是一密闭的环状分子,所以通过一种内切酶消化产生的片段数等同于 mtDNA 中这种酶的识别位点数。mtDNA 限制性内切酶分析的最后一步也是最关键的一步就是统计和分析。一般根据有机体(包括物种、种群、个体等)间共有消化片段的比例来决定其 mtDNA 的遗传相似性。许多学者已建立了几种统计步骤来将这些粗放的“片段”或“位点”数据转化成 mtDNA 间核苷酸顺序差异的定量估算,也有人提出了数据分析的定性方法。

近年来,有关鱼类的 mtDNA 研究报道很多,大多数鱼类的 mtDNA 都在  $16\ 500 \pm 500$  个碱基对范围之内。最近,谢志雄等研究了南方鲇的 mtDNA 物理图谱,并根据已有的鲇、胡子鲇等 5 种鱼 mtDNA 的物理图谱进行比较分析,给出了鲇形目 3 科鱼类的大致进化历程,这与对这 5 种鱼所进行的细胞遗传学研究的结果相吻合。吴冰等对厦门海区的条纹斑竹鲨 mtDNA 进行了限制性酶切分析,初步认为,厦门近海区分布的条纹斑竹鲨是单一种群。

### (三) RAPD 技术

在许多基因组中,用一对任意选择的引物可以扩增出一组特异的位于随机分布的基因座上的片段,这一方法被称为随机扩增多态性 DNA(Random Amplified Polymorphic DNA, RAPD)技术。这一手段的出现奠定了得到大量遗传标记的基础,这些遗传标记可以被用于很多方面。过去,由于缺乏研究经费,对许多种类动物的遗传学研究都无人过问,RAPD 技术的出现,使这一状况大为改观。这首先是因为 RAPD 技术只需少量的 DNA,而且不需要研究对象的基因文库或 cDNA 文库;而且 RAPD 技术通常不需要用放射性标记的核苷酸,而这正是许多发展中国家的限制因素;最后一点,因为任何 PCR 方法都具有能进一步自动化的性质,所以有希望通过自动化实现分子标记在育种计划中的常规使用,而这正是用其他技术所做不到的。

RAPD 技术产生的 DNA 多态性的基础,可能是与引物结合位点的序列不匹配



或序列的插入与缺失有关,这导致在某个基因座有或没有扩增产物。这意味着 RAPD 的标记通常是显性的,因为它不能将含有两份拷贝等位基因的个体(该表型纯合)与只含一个拷贝的个体(该表型杂合)区分开。用显性标记构建遗传图谱意味着在 F<sub>2</sub> 群体中每个标记所提供的信息量减少。此外,该技术对 DNA 的浓度和 PCR 反应条件非常敏感,不同实验室所得到的遗传标记很难进行互相比较。

目前,RAPD 技术主要应用于以下几个方面:①构建遗传图谱;②不同目的的系统学研究;③鉴定控制重要的经济性状的染色体区域,这一研究领域目前仍处于起步阶段。宋林生等用 RAPD 技术对对虾属中 6 种对虾基因组 DNA 的多态性进行研究。从聚类分析的结果可以看到,外部形态比较相似的种类在基因组 DNA 上表现出较大的相似性,反之则较小。刘保忠等用淀粉胶凝胶电泳及 RAPD 方法研究了栉孔扇贝自然种群的群体遗传结构。发现用 RAPD 技术得出的多态位点比例高于同工酶技术所得,这可能与两种实验方法中多态位点的判定标准有关。而两种方法所得群体的平均杂合度基本一致,并且与已有报道中其他种类扇贝的平均杂合度较为接近。

### 三、海洋生物基因组计划

1990 年,美国正式启动了人类基因组计划,在 15 年内提供 30 亿美元的资助。随后,欧共体、日本、加拿大、前苏联、巴西、印度和我国也相应提出了各自的基因组计划。在此带动下,一些模式生物,如大肠杆菌、酵母菌、线虫等,和经济生物包括农作物,如玉米、水稻、小麦、棉花等以及家禽家畜,如猪、鸡、牛、马、羊、兔的基因组计划也相继启动。1997 年在圣地亚哥召开的国际基因组大会,显示了生物基因组计划的研究已成为国际上最前沿的生物科学研究领域,也是世界各国高科技竞争的最热点。中国在此方面没有被动。我国先后在 1993 年和 1996 年启动了“中华民族基因组中若干位点基因结构的研究”和“重大疾病相关基因的定位、克隆、结构与功能研究”,随后又启动了水稻和小麦的基因组计划,使我国在“基因争夺战”中缩短了与发达国家的距离。

21 世纪是海洋世纪,海洋容纳了地球上生物种类的 80%,是人类最大也是最后一块尚未开垦的基因宝库。与陆地生物相比,尽管海洋生物基因组计划的实施起步稍晚,但很快就成为各海洋大国竞相开放的热点,特别是对海洋生物资源的开发和利用更成为竞争的焦点之一。在这场激烈竞争中,海洋生物多样性的研究和保护将是海洋生物资源开发和利用的关键和基础,其核心就是海洋生物基因库的研究和利用。目前,美国已启动了包括对虾、牡蛎、大马哈鱼、虹鳟、鲢鱼等水产经济生物的基因组研究计划。日本、加拿大、澳大利亚等其他一些国家也纷纷投巨资,开始进行海洋生物基因组计划的研究。

海洋生物基因组研究的重要性在于:①在一定意义上,保护了海洋生物基因就

等于保护了海洋生物资源本身;②研究海洋生物基因组及基因,就能从更深层次探究海洋生命的奥秘;③利用海洋生物基因,能够培育优质、高产、抗逆新品种,从根本上解决海水养殖生物“质、量、病”的问题;④还能开发一系列海洋生物基因工程新药,解决海洋药源问题。

但是,也应当清醒地看到,现在实施海洋生物基因组计划还必须克服相当多的困难。首先,要进行基因组测序,必须有海洋生物的纯系。现在,某些种类的海藻已经建立了一些纯系,然而在海洋动物中还没能建立起纯系,这是实施基因组计划的一大障碍,现在应当尽快建立起重要的海洋动物的永生细胞系。其次,某些经济鱼类(如牙鲆)的染色体全是端着丝粒染色体,而且染色体长度偏短,无法进行染色体分带,因而也就无法进行基因定位。对这样的物种,应当以克隆功能基因为主。第三,目前还没有在海洋生物中构建起遗传图谱,因此无法进行基因的精确定位。应当用 RAPD 技术等尽快寻找重要物种的分子遗传标记。第四,海洋生物种类繁多,不可能对如此众多的海洋生物都进行基因组研究,只能有所侧重;而且也不必像人类基因组计划那样,进行全基因组测序,只需进行一些表达序列的测序。

## 第四节 比较生理学

### 一、比较内分泌学

#### (一) 鱼类生长激素的研究

20 世纪 50 年代之后,就开始对鱼类的生长激素进行研究,然而对鱼类生长激素结构的分析工作则始于 20 世纪 80 年代后期。现在已知的鱼类生长激素的一级结构,除鳗鲡、蓝鲨、狐鲣、白鲟、鳕鱼等是从纯化的蛋白质直接测序外,其余如大麻哈鱼、银大麻哈鱼、虹鳟、鲟鱼、金枪鱼、真鲷、大西洋鲑鱼、鲤鱼、牙鲆等都是由其 cDNA 序列推导而得到的;在研究鱼类生长激素的生物学功能时,所应用的大多也是重组的鱼生长激素。

分离纯化得到的鱼生长激素,经凝胶电泳分析表明,其分子质量为 21~22kDa,等电点介于 pH 5.6~7.1。对其一级结构的测定表明,与哺乳动物的生长激素相类似,鱼类生长激素由不多于 200 个氨基酸所组成,并含有 4 个半胱氨酸残基,形成两对二硫键,大多数鱼类的生长激素由 187~188 个氨基酸残基组成。

促进鱼体的快速生长是鱼类生长激素的基本生理功能,除此之外,在渗透压调节、性腺发育及免疫系统调节等方面的作用也有一些研究报道。

最近发现,在脊椎动物中的胰岛素基因和胰岛素样生长因子基因,在文昌鱼中“合二为一”,即只有一个这样的基因,称为胰岛素/胰岛素样生长因子(insulin/IGF)基因。该基因与高等动物的胰岛素基因的同源性和与胰岛素样生长因子基



因的同源性基本相同,因此很难确定该基因是胰岛素基因还是胰岛素样生长因子基因。可以推测,在低等脊索动物(如文昌鱼)中,只存在一个 insulin/IGF 基因,随着动物的进化,该基因通过基因复制和突变形成了具有不同生理功能的两个基因。

## (二) 文昌鱼的生殖内分泌学研究

比较内分泌学研究业已证实,生殖内分泌调控系统已在脊椎动物主要纲目不同程度地建立起来了,这个系统包括下丘脑-脑垂体和性腺(卵巢和精巢),称为生殖内分泌调控轴,并分泌相应的生殖激素,如多肽释放激素、糖蛋白质促性腺激素、性腺类固醇激素和前列腺素等。然而,长期以来关于文昌鱼生殖内分泌的状况,几乎是一无所知。只是近 10 多年来,国内外学者对文昌鱼哈氏窝(Hatschek's pit)、中枢神经系统和性腺结构与功能进行了卓有成效的研究,取得了突破性进展。

近十年来的研究发现,文昌鱼哈氏窝能够合成脊椎动物促性腺激素样物质,体内存在促性腺激素释放素与性腺发育周期呈现正的相关性,以及性腺中存在着性类固醇激素。外源性激素可促进文昌鱼性腺发育成熟及其生殖活动,提示文昌鱼的生殖活动像脊椎动物一样,受生殖激素的调控。这就表明文昌鱼存在着原始的生殖内分泌调控轴:脑泡-哈氏窝-性腺轴,可与脊椎动物的生殖内分泌调控轴相比拟。这为确定文昌鱼在生殖内分泌进化中的地位提供了新的线索。

## (三) 对虾类的激素研究

在对虾类中,比较引人注目的是对虾蜕皮激素。有些种类的对虾有着非常独特的受精机制,雄性对虾将精英置于雌性对虾的纳精囊中,待第二年春天,雌虾才排卵、受精。因此,在这段时间内,一旦雌虾蜕皮激素分泌过多就会导致雌虾蜕皮,雌虾所携带的精子也将丢失掉,导致无法受精。目前,在水产养殖中,正在对该激素进行深入研究,以寻找合适的方法预防雌虾不适当的蜕皮。

## 二、比较免疫学

1882 年,一位名叫 Elie Metchnikoff 的 37 岁俄罗斯动物学家,发现海星幼体对刺入体内的异物所作出的反应——细胞的吞噬作用,利用这种敏锐的洞察力他创立了细胞免疫学这一学科。其研究还表明,所有现代动物的寄主防御系统源于在开始有生命以来就居住在地球上的无数生物中,因此还诞生了另一个学科——比较免疫学。通过研究不同的生物——有些非常古老——比较免疫学家得到独特的见解,它使我们从另一个角度来认识人和哺乳动物的免疫系统。这个学科也往往导致对生物进化的深入的理解。此外,比较免疫学已使研究人员发现了几种与免

疫有关的物质,这些物质似乎很有希望用于人类疾病的预防与治疗。

## (一) 无脊椎动物的比较免疫学

在从海星到人类的动物中,吞噬细胞通过一个循环系统或(在海星体内)通过一个充满液体的体腔而移动。在缺乏体腔和循环系统的多细胞动物中(例如海绵),漫游的吞噬细胞在组织及其周围的孔隙中巡逻。

免疫的另一个基本问题——区别自我和非自我的能力,即排斥反应——也从生命史的初期开始存在至今。但是,这种排斥反应与脊椎动物中发现的排斥反应不一致。用海星和其他高等无脊椎动物进行的实验,证实无脊椎动物缺少免疫记忆。

脊椎动物免疫系统的其他两个特征——补体和淋巴细胞——在无脊椎动物中也没有,但是无脊椎动物中似乎有两者的类似物。在包括昆虫、蟹和蠕虫在内的几个门中,存在着与补体系统相似的原酚氧化酶系统。在蚯蚓中已发现淋巴细胞样的细胞。此外,所有无脊椎动物都具有功能类似于抗体的蛋白质分子,称为外源凝集素。进一步的研究表明,基于抗体的免疫应答虽然局限于脊椎动物,但在无脊椎动物的防御机制中有它们的根源。

进化似乎不仅保存了在无脊椎动物中发现的寄主防御机制的许多功能,而且也保存了这些寄主的许多控制信号。例如,从海星的体腔液中分离出了白细胞介素-1的类似物,在海鞘中也分离到与白细胞介素-1和肿瘤坏死因子相似的物质,在烟草天蛾中发现了与白细胞介素-1和白细胞介素-6相似的物质。

无脊椎动物比较免疫学研究不仅仅是在无脊椎动物中寻找脊椎动物防御系统的类似物,相反,对无脊椎动物的研究有时也揭示新的防御类型,这些防御类型在后来才在脊椎动物中被鉴定出来。例如,无脊椎动物的关键防御分子是抗细胞的肽和蛋白质,其中有些是人类的潜在的药物。从无脊椎动物中分离的溶菌酶是第一个被发现的这类分子,最近在昆虫中发现的抗菌肽也有着潜在的开发价值。

## (二) 脊椎动物的比较免疫学

约在5亿年前,有颌类脊椎动物的祖先出现于地球广大原始海的温暖的水域中。有的古生物学家认为,这种祖先动物相似于一种化石鱼类——盾皮鱼。虽然盾皮鱼及其祖先已消失很久了,但我们却有其替代的研究对象:几种与盾皮鱼系统发生有着较近的亲缘关系的鱼类,包括鲨鱼、鳐类和银鲛。这些生物可使我们初步了解进化中这遥远的过去。

在某些方面,鲨鱼的免疫与人是相似的。鲨鱼有脾和胸腺,与人相似,鲨鱼的脾可产生大量的B淋巴细胞;在其胸腺中,T淋巴细胞成熟并从中释放出来,而且鲨鱼也有T细胞受体。



虽然有这些相似性,但在如鲨鱼这种软骨鱼和人的免疫系统之间仍有某些显著的差异。软骨鱼有 4 类不同的免疫球蛋白,而其中只有一类免疫球蛋白属于人体中 5 个主要类型之列。此外,这些鲨鱼抗体缺乏能够识别两种相似细菌种类之间细微差异的敏锐的特异性,以及人抗体在持久的免疫应答过程中与抗原越来越强的结合能力。

在人体内,在单个的染色体上发现功能性 V、D、J 和 C 片段。如像在大多数高等脊椎动物那样,片段以成簇的方式排列,在单个位置有约 50 个功能性 V、30 个 D、6 个 J 和 8 个 C 成分,占有 DNA 分子上大约 100 万个碱基对。在鲨鱼中,抗体基因片段也以簇状组成。但是,一个鲨鱼的重链簇仅含有 1 个 V 片段、2 个 D 片段、一个 J 片段和 1 个 C 片段。有 100 多个这种簇分布在几个不同的染色体中。比较人和鲨鱼的体液免疫得出一个有趣的结论是,约 4.5 亿年的进化对抗体的分子只作了相对较少的改变;鲨鱼和人抗体的蛋白质结构是非常相似。此外,确定抗体产生的基因片段之 V、D 和 J 序列是相似的。进化所根本改变的是确定抗体的这些基因片段被组织的方式。

在细胞免疫方面,T 细胞必须识别和结合几乎是无限种类的抗原。近来在一种软骨鱼中发现了脊椎动物的所有四类 T 细胞抗原受体。对一类鲨鱼 T 细胞受体所进行的研究表明,T 细胞受体基因似乎未发生大的变化。这种抗体基因系统和 T 细胞受体基因系统可能是从一个共同的祖先分化出来;可是也能够证明相反的意见——产生两类免疫基因系统的那个祖先更相似于抗体基因系统。

## 第五节 比较生物化学

目前,在以海洋生物为实验材料的比较生物化学研究中,最热点集中在与光合作用有关的研究上。

放氧型光合生物包括藻类和高等植物。各种色素——蛋白质复合物及中间电子传递体在光合作用中起光能吸收、传递和转化作用。同类囊体结合的复合物有 5 种:光系统 II 反应中心复合物(RC- II)、捕光色素-蛋白复合物(LHC,包括 LHC I 和 LHC II)、细胞色素  $b_6f$  复合物(Cyt  $b_6f$ )、光系统 I 反应中心复合物(RC- I)和 ATP 合成酶。光系统 I、光系统 II 及相关的捕光色素——蛋白质复合物(LHC)含叶绿素等色素,称为色素-蛋白质复合物。同光系统 I 结合的捕光色素-蛋白质复合物记为 LHC I。从藻类到高等植物的进化过程中,光系统 II 的捕光色素-蛋白复合物的多样性最为突出。Grossman 等根据其差别,认为放氧型光合生物可以分为 3 种类型:①蓝藻门和红藻门藻类的光系统 II 捕光色素-蛋白复合物主要是藻胆体,由各种藻胆蛋白组成,位于类囊体膜表面。②裸藻门、绿藻门和陆生植物光系统 II 的 LHC 是同叶绿素 a 和 b 结合的蛋白质复合物 LHC II,褐藻门、硅藻门和隐藻门等杂色藻类的 LHC 复合物也称为 LHC II,但蛋白质是同叶绿素 a、叶绿素 c

和墨角藻黄素相结合。③第三类是甲藻门藻类,含有同 LHC II 相似的同叶绿素 a、叶绿素 c 和多甲藻素相结合的膜蛋白复合物,还有同叶绿素 a 和多甲藻素相结合的可溶性蛋白复合物。这 3 种类型只是一种大致的划分,实际情况比较复杂。

关于放氧型光合作用捕光色素系统的进化,曾呈奎和周百成(1989)在中国科学院海洋研究所实验海洋生物学开放实验室学术年会上,以“褐藻光合作用研究十年”为题,根据当时国内外的研究结果,发表了如下观点:“载体蛋白在进化中是保守的,同它结合的色素是多变的,载体蛋白的相对稳定性保证复合物能量吸收和传递的基本功能,多变的色素适应不同的光照环境。变中有恒的捕光色素-蛋白复合物沿着 3 条途径进化,构成现代海洋和陆地的三大放氧光合生物类群”。按曾呈奎等的观点,放氧型光合生物分为红蓝植物、杂色植物和绿色植物 3 类,这 3 类植物的 LHC 分别是藻胆体、含叶绿素 a 和 c 的蛋白质复合物和含叶绿素 a 和 b 的蛋白复合物。

## 第六节 海洋生物基因工程

海洋占地球面积的 71%,它是一个巨大的流体,具有高渗透压、高压、高温和低温等与陆地截然不同的生态环境,使其成为生命的发源地和许多特有的生物的栖息地。现代海洋中有 16 万种生物,分属于 49 个门。我国经分类鉴定的海洋生物有 20 278 种,分属于 44 个门,其中 12 个门是海洋所特有的。浩瀚的海洋是宝贵的蓝色国土,也是生物资源宝库。目前,海洋生物资源的开发水平还很低。在 21 世纪,向海洋要食物、要蛋白、要药物,采用人工生态系统,发展“海水农业”将成为开发海洋生物资源的必由之路。当前,世界各国的海水养殖业及相关产业仍属于传统产业,只有依靠高技术才能使其成为高技术产业,确保长期稳定的发展。海洋生物技术是 20 世纪 80 年代形成的一个生物技术的新领域,它是海洋生物学和生物技术的交叉领域。发展海洋高技术已经成为许多国家的发展战略,海洋生物技术是这些发展战略的重要组成部分。

### 一、藻类基因工程

藻类是光合自养的低等植物,早在 30 多亿年前就存在于地球上,是原初生产力的贡献者,在环境自净方面也起着重要作用。从淡水、半咸水、海水到盐湖,藻类具有渗透适应和调节的机制;从冰生藻、极地藻到温泉藻,藻类也具有极端温度的适应机制。一些藻类具有自身固氮的能力,不少藻类蛋白质等营养成分含量丰富,而且含有各种生物活性物质。藻类生物多样性的基础是基因及其表达的多样性,使其成为基因工程研究及应用的基因库。藻类基因工程的目的有两个方面,一个方面是构建高产、优质、抗逆的藻类新品种,另一个方面是构建藻类表达系统来大



量廉价生产蛋白和药物,以及生物燃料、降解污染物等。围绕这两个目的克隆有关目的基因的工作已成为国际上的热点。

## (一) 藻类基因工程载体的构建

载体的构建是藻类基因工程的关键所在,是影响外源基因表达稳定性和表达效果的重要因素。目前构建思路有两个:①对具有质粒的藻类,利用质粒的复制起点,以及个别质粒能与染色体同源重组的特点,嵌入选择标记,构建穿梭载体,以实现外源基因在藻类细胞中的游离表达或整合表达。②对不具有质粒的蓝藻,利用其自身染色体片段和细菌选择标记,以实现同源重组和外源基因的整合表达,或利用病毒作为定向整合载体。

蓝藻方面的工作开展得较早,目前已在不少于7种蓝藻中获得外源基因的稳定表达,现在集中攻克的难点是将模型藻获得的经验应用到已经实现产业化生产的经济种类,如螺旋藻中。真核藻类方面的工作以单细胞绿藻——莱茵衣藻最为成功,目前核基因组、叶绿体基因组与线粒体基因组均已实现了稳定转化。其中采用野生型DNA与突变型DNA同源重组,通过互补来筛选,或采用随机整合的方法,以npt为选择标记基因。大型海藻,特别是经济种类,如海带和紫菜的遗传转化近年来取得了突破性进展,紫菜中已发现了质粒,构建适用于紫菜转化的穿梭载体工作国际上正在进行。褐藻病毒有希望成为定向整合的载体,海带基因工程具有可操作性。

## (二) 建立藻类表达系统

建立藻类表达系统的关键在于将易于研究的模型藻的经验用于已实现大规模养殖的经济品种,如螺旋藻、小球藻、紫菜和海带。进入20世纪90年代以来,世界各国在这几种经济藻类遗传转化模式系统建立上都付出了艰苦的努力。表14列举了正在进行研究的藻类表达系统及其应用前途。

# 二、海洋动物基因工程

## (一) 转基因海洋动物

转基因动物(transgenic animal)的产生,是通过将外源基因及其调控序列(启动子和增强子)导入动物的卵细胞或者胚胎中发育形成的。转基因动物所携带的外源基因若已稳定地整合到受体基因组中,并能表达和传递给下一代,则标志着稳定的转基因动物品系已经建成。

表 14 藻类表达系统的应用前途

			藻 类	大规模培养情况	用 途
蓝藻	单细胞		<i>Anacystis nidulans</i>	未实现	耐低温品种 (模型)
	丝状体		<i>Anabaena</i> sp. 鱼腥藻	已实现	杀蚊幼蓝藻 降解污染物
			<i>Spirulina</i> sp. 螺旋藻	已实现	耐低温品种 工业废水利用
真核藻类	单细胞	绿藻	<i>Chlamydomonas reinhardtii</i> 莱茵衣藻	未实现	植物遗传转化的模型
			<i>Chlorella</i> sp. 小球藻	已实现	
		硅藻	<i>Cyclotella cryptica</i>	未实现	生产生物燃料
	大型藻	红藻	<i>Porphyra</i> sp. 紫菜	已实现	抗病品种
		褐藻	<i>Laminaria japonica</i> 海带	已实现	生产蛋白、药物的 生物反应器

世界上首例转基因动物是由美国学者 Palmiter 等人在 1982 年完成的。他们将大鼠生长激素基因与小鼠金属硫蛋白基因启动子拼接,构成重组体,并用显微注射的方法导入小鼠的受精卵中,获得了生长迅速的“超级小鼠”。此后,转基因动物的研究工作广泛展开。目前,在哺乳类、鸟类、两栖类、鱼类、海胆、虾类、昆虫和贝类中,都已开展了转基因动物的研究工作。其中,鼠、猪、牛和羊等转基因哺乳动物的研究工作已取得了显著成果。

转基因海洋动物的研究起步较晚,世界上首例转基因鱼和转基因海胆都是在 1985 年才获得成功的。由于海洋动物一般为体外受精,对发育条件要求不高,且易于培育和观察,再加上一次可获得大量具有相同遗传背景的卵,卵子相对较大,因此,自 1985 年以来,转基因海洋动物的研究进展很快。转基因海洋动物研究涉及的种类有海胆、鱼类(包括鲑鱼、真鲷等海水鱼和泥鳅、金鱼、斑马鱼等淡水鱼)、贝类(扇贝、牡蛎、鲍)和对虾等。转基因贝类和对虾的研究工作刚开展不久,许多工作尚处于探索阶段。相比之下,转基因鱼的研究工作不但开展较早,规模较大,而且进展也较快,最有代表性。

用于转移的外源基因有:人生长激素基因、虹鳟生长激素基因 cDNA、小鼠生长激素基因、抗冻蛋白基因、 $\beta$ -半乳糖苷酶基因、抗潮霉素基因、抗新霉素基因、氯霉素乙酰基转移酶基因、鸡  $\delta$ -晶体蛋白基因、卵黄蛋白酶原基因和荧光素酶基因等。使用的启动子有小鼠金属硫蛋白基因启动子、虹鳟金属硫蛋白基因启动子、猿猴病毒 40(SV40)基因启动子、劳氏肉瘤病毒(RSV)启动子、鲤鱼肌动蛋白( $\beta$ -



actin)基因启动子、抗冻蛋白基因启动子和人细胞肥大病毒(CMV)基因启动子等。转基因鱼的研究目的主要涉及以下3方面:①培育生长快的“超级鱼”;②增强鱼抗逆性,包括抗冻、抗病、耐低溶解氧品种的生产;③基础生物学研究,主要研究基因表达调控以及转基因鱼和生态平衡的关系。

外源DNA导入动物的卵子或胚胎细胞后是否整合到受体基因组中以及是否表达,还需要对孵化出的幼鱼或成鱼进行检测。常用的检测方法有以下几种:聚合酶链式反应(polymerase chain reaction, PCR)技术、点杂交(dot hybridization)、Southern杂交(Southern blot)、原位杂交(in situ hybridization)、Northern杂交(Northern blot)、免疫斑点杂交(immuno-blot)、免疫组化染色(immunohistochemical staining)等技术。采用以上方法鉴别转基因动物,都需要杀死胚胎或成体动物来提取核酸或蛋白质,不但工作量大,而且无法保证检测出的阳性动物继续存活,因而人们一直希望通过转移报告基因,获得明显的遗传表型特征,以便简单迅速地将转基因个体筛选出来。最近,有人将绿色荧光蛋白基因作为报告基因转入鱼卵内,转基因个体在一定波长的光线照射下,能发出绿色荧光,以此来筛选转基因个体。

## (二) 基因工程产品

利用基因工程方法生产有经济价值的蛋白质或多肽,是海洋生物基因工程研究中的重点。具体方法是:将克隆的基因转入大肠杆菌或酵母菌中,利用微生物发酵的方法大量繁殖大肠杆菌或酵母菌,然后从中分离、纯化目的蛋白或多肽。

在大肠杆菌中进行基因表达,要得到完整的天然蛋白,必须有可调控的强启动子和有效的核糖体结合位点。若要表达本身所含核糖体结合位点较强的原核基因,只须提供启动子;若要表达真核基因(或本身所含核糖体结合位点较弱的原核基因),则必须同时提供启动子和核糖体结合位点。常用的细菌启动子有: $\lambda$ 噬菌体 $P_L$ 启动子、trp-lac杂合启动子和T7噬菌体启动子等。在大肠杆菌中,核糖体结合位点包括起始密码子(ATG)和位于起始密码子上游3~11个核苷酸处长度为9~11个核苷酸的DNA序列。这段序列被称为Shine-Dalgarno(SD)序列,它互补于大肠杆菌16S rRNA的3'端。mRNA上的SD序列与16S rRNA上的3'端序列之间形成碱基配对,由此带动核糖体与mRNA结合。表达原核基因时,该基因的核糖体结合位点或许完全可以胜任。在这种情况下,可采用早期提出的表达方案进行高效表达,也就是把基因放在一个可调控的强启动子的下游,并利用核糖体结合位点5'端的一个限制酶切位点。对于真核基因和核糖体结合位点较弱的原核基因,则需要从外部提供一个有效的核糖体结合位点。

中国科学院海洋研究所利用分离出的大鳞大马哈鱼的生长激素基因cDNA和 $\lambda P_L$ 启动子构建了重组质粒p $\lambda$ pchGH,并转化大肠杆菌M5219品系,获得了能高

效表达这种鱼生长激素的工程菌,建立了从包涵体中分离表达产物的方法。基因表达产物的产率达到每升菌液 17.5mg 重组鱼生长激素。用工程菌生产的这种鱼生长激素作为主要成分配制的促生长剂浸泡淡水和海水鱼苗,均有明显的促生长作用。2a 重复实验表明,鲤鱼分别增产 14% 和 20%;真鲷苗处理后 2 个月,平均体重增加 23%;牙鲆苗处理后 1 个月,6cm 以上大苗率比对照池高 31%。用促生长剂处理后,不但鱼生长速度加快,而且能提高鱼苗的成活率。

### 三、胚胎干细胞系的建立与基因打靶

基因打靶(gene targeting)就是基因的定向转移,它是利用 DNA 体外重组技术,以基因组内的特定基因作为靶基因,构建与靶基因有同源序列的重组 DNA,导入生物的基因组,在预定位点引入特定的基因突变,赋予生物以新的基因型,或者修复或修饰特定位点的 DNA 序列。基因打靶的机制本身存在于受体细胞中,类似于真核生物性细胞减数分裂时产生的同源序列间的交叉和同源重组。

20 世纪 70 年代末,有人发现,用两种缺陷型病毒同时感染哺乳动物培养细胞,能通过重组产生野生型病毒,这是哺乳类细胞中发生自发同源重组的最早证据。以后,随着研究的深入,在导入哺乳动物细胞中的重组质粒之间,导入的外源基因和已整合的外源基因之间,导入的外源基因和内源基因之间都先后做到了同源重组,也就是基因打靶。基因打靶工作的一个重要里程碑就是胚胎干细胞(embryonic stem cell, ES cell)法的应用,这使基因打靶可以产生预期基因型的转基因小鼠。目前,哺乳动物(主要是小鼠)的基因打靶技术已比较成熟,已被用于研究一些基因的功能、调节和表达。其次,有人以此尝试遗传病的基因治疗。

胚胎干细胞是来源于早期胚胎的未分化细胞,在长期培养后仍保持细胞的全能性。胚胎干细胞技术在小鼠中得到了广泛的应用,然而,低等动物的胚胎干细胞系是在最近才建立起来的。1996 年,德国乌兹堡大学生物中心的 Hong Yunhan 等建立起 Medaka(*Oryzias latipes*)鱼的胚胎干细胞系。该细胞系具有细胞的全能性,在一定条件下能分化成多种类型的细胞。在将 ES 细胞移植到受体囊胚后,ES 细胞能参与到受体胚胎的发育中。因此,如果能建立起多种经济动物的胚胎干细胞系,用胚胎干细胞技术来实现海洋动物基因的定点转移或定点整合,可以使转基因技术得到更好的效果。

## 第七节 海洋生物细胞工程

### 一、动物细胞培养及其应用

动物的细胞和组织培养是在离体的情况下,用活体的细胞、组织或器官作为培



养对象进行研究的。体外培养的细胞,作为生物细胞各种生命活动的体外模型,在生物学和医学的基础理论和应用技术中均起着重要作用。特别在建立细胞株后,细胞株由于可长期离体传代培养,具有均一的成分和稳定的生物学特性,并能大量多次提供细胞,因而更受重视。

## (一) 鱼类细胞培养

水产动物细胞培养的研究,起始于鱼类。鱼类细胞培养的系统研究和建株实践,已有 30 多年历史。到 1979 年为止,国外报告已有 61 个鱼类细胞系相继建成,其中仅 8 种是海水鱼类。我国对于鱼类细胞培养的研究始于 20 世纪 70 年代,至今已获得草鱼吻端组织二倍体细胞株 ZC-7901、草鱼尾鳍组织四倍体细胞株、鳗鱼卵巢组织细胞系、鳗鱼肾组织和罗非鱼卵巢组织细胞系、鲫鱼异倍体细胞系 CAB-80、草鱼肾组织细胞系 CIK、草鱼尾鳍组织二倍体细胞系 GCCF-2、虹鳟巨噬细胞系和牙鲈鱼鳃细胞系 FG。

由于肝脏在动物体内具有极为重要的生理功能,因此对鱼类肝细胞培养的研究比较多。目前已经对鳗鲡、鲤鱼、金鱼、虹鳟等的肝细胞培养进行了详细的研究。培养前肝细胞的分离,往往采用含胶原酶的灌流液进行肝细胞灌流。但由于鱼种不同灌流方法也不一定都适用。鳗鲡和虹鳟的肝脏可用灌流法;金鱼和鲤鱼,由于其肝脏附着在肠的周围,且肝脏软弱,所以灌流很困难,必须用振荡法,当然振荡法的细胞收集量要比灌流法少。

## (二) 虾、贝类细胞培养

虾类细胞系的建立最近才见报道,即斑节对虾 Oka 器官细胞系 PMO。目前,国家海洋“863”计划正资助建立对虾细胞系的研究工作。

贝类细胞培养的研究集中于各种组织细胞的原代培养,很少有建系的报道。早在 1967 年,Benex 就曾对贻贝的组织进行过培养研究。30 几年来研究人员先后对多种贝的多种组织进行了原代培养,并对有的组织进行了传代培养。石安静等(1983)报道了对背角无齿蚌和褶纹冠蚌的外套膜边缘膜的培养,町井昭(1984)报道了马氏珠母贝外套膜的组织培养方法,并自己设计了一种培养基——Pf<sub>35</sub>。Chen(1988)在培养文蛤时,选用 2 倍 L-15 合成培养基加入 5% 文蛤血淋巴及 10% 胎牛血清为培养基。李霞等(1997)报道了以 Eagle MEM 加氯化钠、20% 小牛血清及胰岛素等为培养基,将皱纹盘鲍几种组织在体外进行培养,并将外套膜和鳃组织传代培养了 10 和 11 代。郎刚华等(1999)对栉孔扇贝外套膜组织进行了原代培养,发现以 TC199 培养基加一些无机盐及水溶性甲壳质、10% 小牛血清等成分为培养基,外套膜细胞可以正常生长。从贝类细胞培养 30 几年的工作可以发现贝

类细胞培养工作有以下几个特点:

(1)可培养的组织 贝类的外套膜、鳃、心肌、生殖腺、闭壳肌等都可用于组织培养。

(2)除菌处理 由于贝类的大部分组织与外界直接接触,所以在培养前必须进行严格的除菌处理。

(3)培养基渗透压的选择 不同种的贝的组织培养所需要的培养基的渗透压是不同的,即使不同海洋贝类之间所需要的渗透压也有很大差异。

(4)培养温度 从已有的报道看,贝类组织培养的温度范围在  $26\sim 27^{\circ}\text{C}$  时生长良好,偏离此范围,细胞生长迟缓或不生长。

(5)pH 值 河蚌组织培养的最适 pH 为  $6.8\sim 7.0$ ,海产贝类组织培养的最适 pH 维持在  $7.2$  左右。

(6)组织接种方法 贝类组织培养可以用组织块培养法和胰酶分散培养法,后者由于对组织有一定的损伤,所以不常用。

(7)组织培养的季节性 贝类组织培养在春季容易获得成功,秋季比较困难,冬季几乎不能成功,这可能与贝类体内的激素分泌和细胞的基因调控有关系。

### (三) 建立海洋动物细胞系的可行性探讨

目前,在建立海洋动物细胞系的研究中,大多数研究者的思路是,将成体动物的分化组织分离后进行细胞培养,再进行传代,试图以此来建立起细胞系。这样做的一个很大的弊病是,成体动物的分化组织在建系过程中必须经过一定程度的脱分化过程,否则很难继续传代。而动物细胞的脱分化方面的研究几乎是空白,现在还没有掌握使动物细胞脱分化的可靠方法,因此导致目前建立动物细胞系的困难。如果将海洋动物的胚胎细胞分离后进行培养,再进行传代,由于胚胎细胞是未分化或低分化细胞,因此传代相对容易,易于建立起细胞系。目前,国外已经建立起了一种淡水鱼的胚胎干细胞系,国内也建立起了鲇鱼普通的胚胎细胞系。所以,将研究对象转向海洋动物的胚胎细胞,是很有发展前途的。

最近,对端粒酶(telomerase)的研究发现,端粒酶能抑制细胞的分化。如果把端粒酶基因导入所培养的细胞中,就可以使培养的细胞脱分化,而且可以在传代过程中持续抑制培养细胞的分化,从而导致细胞系的建立。最近,美国的 Clonetechnology 公司已经将小鼠的端粒酶基因转入小鼠的培养细胞中,并成功的传了 70 代,在传代细胞中未发现分化现象和细胞向恶性转变的现象(华绍炳,私人通讯)。

### (四) 动物细胞培养的应用

以培养的细胞作为研究材料比其他方法更具有优越性。多年来,用培养的动



物细胞为材料开展的研究已取得了大量成果。例如,将体外重组的有用基因通过载体导入培养细胞,则培养细胞可将外源基因准确地表达,并生产出预期的产品。因此,只要大量培养动物细胞,便可获得大量的产品。近年来,研究较多的是微生物细胞中的表达,但是动物细胞基因表达的研究具有更重要的意义。首先,动物细胞基因表达研究的内容包括对表达产物进行各种化学修饰(包括糖基化、脂化、酰基化等等)和(或)内含子的切除,而这些过程在原核生物中是不能进行的;其次,动物细胞可将表达产物直接向胞外释放。在哺乳动物中,现在已经用该方法进行了重组人生长激素的生产和乙型肝炎疫苗的生产。由于海洋动物(尤其是无脊椎动物)细胞系的缺乏,现在还无法进行一些有重要药用价值的海洋天然产物的生产。今后,对海绵、海鞘等体内有重要天然产物的海洋动物的细胞培养,应加强研究。

用培养的海洋动物细胞,还可进行海洋动物病原微生物的检测和基础研究。目前虾、贝类养殖业所面临的病害问题,就急需用培养的动物细胞进行疾病诊断和治疗方案的研究。因此,虾、贝类细胞系的建立已经迫在眉睫。

## 二、海藻的细胞工程

海藻不仅是一种健康食品,而且是医药、食品、轻化工和饲料工业的重要原料。海藻多糖(琼胶、卡拉胶和褐藻胶)还是生产许多生物工程产品的原料。我国海藻育苗和养殖规模及产量均居世界首位,在技术方面也有相当优势。但是,由于海藻的生物学特性,同国际上一样,现有技术无法建立良种化繁育体系。我国率先育成的海带优良品种也因多代混交导致苗种混杂,影响产量和质量。只有采用细胞工程和生化工程技术,才能实现良种保存、繁育和大规模可持续养殖。

组织培养技术是海藻细胞工程中的基本技术。广义的组织培养既包括无菌条件下利用人工培养基对植物组织的培养,也包括原生质体、悬浮细胞和植物器官的培养。根据培养的植物材料的不同,可以把组织培养分为以下几种类型,即愈伤组织培养、悬浮细胞培养、器官培养、分生组织培养和原生质体培养,其中愈伤组织培养是最常见的培养形式。因为除分生组织培养的一部分器官培养外,其他几种培养形式最终都要经历愈伤组织才能产生植株。此外,愈伤组织常常是悬浮培养的细胞或原生质体的来源。在 20 世纪 50 年代初期,就有人进行海藻的组织培养,以后又陆续有人进行这方面的工作,在 20 世纪 80 年代中期,海藻的组织培养发展较快。

我国在海藻细胞工程方面的研究卓有成效,有些领域已达世界领先水平。主要包括:①建立和保存了海带属、巨藻属和紫菜属等 17 个物种 80 余个品系的大型经济海藻无性系。建成了初具规模的经济海藻种质库,保存了一批可用于生产的优良种质。②将细胞工程技术和传统技术相结合,获得了多株紫菜色素突变体和海带、裙带菜品系。③确定以游离丝状体保存和繁育作为良种化的主要技术路线,

解决了紫菜纯系丝状体大量繁殖、代替传统的用果孢子接种贝壳的育苗技术;另一方面,紫菜的无贝壳育苗技术已取得了突破性进展,建立了紫菜的膨大藻丝无性系,为实现工程化奠定了基础。国际上在这方面已进行了 20 余年的研究,至今尚未突破。④建立了海带和裙带菜配子体无性系微繁殖、用配子体取代游离孢子作种源的细胞工程育苗技术。

### 三、染色体操作

染色体操作(chromosome manipulation)又称染色体组工程(genome engineering),是指用生物或物理化学方法改变有性生殖生物原有的染色体组的技术。作为细胞工程和现代遗传育种技术的一个重要组成部分,染色体操作是当前应用于人工养殖研究中最具有发展前景并最为活跃的一种生物技术。其主要内容包括多倍体的人工诱导、雌核发育、雄核发育和染色体片段转移技术。

目前,中国科学院海洋研究所成功地诱导了三倍体中国对虾虾苗 80 000 尾,三倍体基本不育。中国科学院南海海洋研究所开展了珠母贝倍性育种研究,已诱导出三倍体珠母贝,生长速度和珍珠质量都较二倍体珠母贝有明显提高。在性别控制方面,中国科学院海洋研究所还建立了人工诱导对虾雌核发育的技术路线。在鱼类方面已获得了全雌牙鲆的技术,筛选了有效的黑鲷性转换诱导剂,对性腺发育和性转换机制进行了初步的分析。

## 第八节 海洋生物化学工程

总的说来,海洋生物化学工程,包括提取技术、化学加工技术、固定化酶(固定化细胞)技术和生物反应器技术。提取技术就是指从海洋生物中获取有用物质的技术,这是海洋生物化工中一项最基本的技术,如从海带中提取褐藻胶,从海葵中提取海葵毒素等。化学加工技术是指利用化学方法对提取到的海洋生物制品进行加工、改构,生产出新的生物制品的技术。如对提取的甲壳素进行衍生、改构。

固定化酶是将酶固定于不溶性载体,即将酶闭锁于一定空间内,使其不溶于水溶液。固定化细胞是将细胞固定于不溶性载体,固定化细胞具有完整的酶系统,可以作为复杂酶反应的生物催化剂。目前固定化细胞主要是固定化微生物细胞。生物反应器技术有两面的含义,一是指利用海洋生物自身的生化反应机制,生产目的产品的技术;另一个含义指利用含有海洋生物基因的微生物进行发酵,生产海洋生物制品的技术。前者如用微藻生产某些药物;后者如用酵母菌生产鱼生长激素。由于固定化酶和固定化细胞技术的发展,生物反应器的研究与开发突破了以传统搅拌式反应器为主的局面,出现了新型高效的生物反应器。与传统的生物反应器相比,利用固定化酶和固定化细胞的生物反应器能增加单位体积细胞浓度,减少底



物停留时间,提高转化率;生物催化剂可反复使用,易于实现催化剂与产物的分离,从而实现工艺过程的连续化、自动化和降低生产成本。

提取技术是海洋生物化工最经典的内容,也是目前生物化工产业中最基础的部分,不对海洋生物进行提取研究,其他技术的使用根本不可能。海洋生物种类繁多,但活性物质含量低微,所以其提取技术在经典的沉淀、结晶、吸附、萃取、离子交换技术的基础上有了进一步发展。最新的分离技术有:液膜分离技术、场流分级技术、溶质点系统萃取、固定膜界面萃取、染料配基亲和层析、高性能离心机分离系统、膜分离技术、超临界萃取技术、毛细管电泳分离技术、逆流色谱技术。

目前,世界上的先进国家比较注重化学加工技术,其产品均经过深加工,成为高附加值产品,而且花色品种繁多,具有很强的市场竞争力,在国际市场上占有相当大的份额。因此研究开发出新的化学加工工艺,提高加工水平,增加产品的花色品种,是各国共同努力的方向。国内多家单位已成功地对甲壳素进行了不同方式的深加工,通过改构使之具有不同的功能,广泛地应用于化妆品、药品和食品保鲜剂中。

海洋生物虽然资源丰富,但许多有重要经济价值的物种,面临着资源日益减少甚至匮乏的局面。因此,单纯依靠从捕捞的海洋生物中提取有用物质的做法受到了极大的限制。而生物反应器,是在人工条件下进行不同规模的生产,对自然资源不造成任何影响,因此生物反应器是一项值得重视的技术。生物反应器技术起步较晚。国际上从 20 世纪 50 年代起虽有人开始研究生物反应器,但在其后的很长一段时间没有受到重视。直到 20 世纪 90 年代初期才达到高潮,最近几年又开始降温。生物反应器是在人工条件下培养生物体,使之产生出所需的生物制品。由于需要随时监测反应器内各种因子的变化并进行调整,因此技术难度比较大;相应地,成本也就比较高。目前国际上主要用它来生产一些售价较高昂的生物制品。

## 第九节 海洋微生物技术

海洋微生物广泛存在于浅海区域、外海水域及深海海底等各类环境中。从外海水域分离的细菌中,革兰氏阴性菌占总数的 80%~90%。海水中细菌数一般为  $1 \times 10^6$  个/ml,沿岸地区由于营养盐丰富而数量多些,随着离岸距离的增大,菌数变少。在细菌的垂直分布上,基本是随着深度的增加菌数减少。

目前,石油给海洋造成的污染越来越引起人们的重视。清除海洋石油污染主要有物理、化学和生物学等方法。运用生物方法清除海洋石油污染,主要是利用一些能降解石油的细菌有效地清除海水表面的油膜和分解海水中溶解的石油烃。有关石油降解细菌的研究始自 20 世纪 70 年代。目前,已发现约有 40 个属的细菌能降解石油。

自从 1977 年发现了海底热喷泉以来,人们开始了对嗜热菌和嗜热酶的研究。

现在已经分离到许多种超嗜热菌,这些菌能在 90~140℃ 条件下培养。另外,一些对热稳定的蛋白酶、脱氢酶以及合成酶等也被分离出来。这些酶中最典型的就是耐热的 DNA 聚合酶(Taq 酶),它来自水生栖热菌,已被用于 DNA 聚合酶链式反应(PCR)中。

现在发现,许多以往认为是由某些海洋动物(如海绵、海鞘、贝类等)所产生的生物活性物质,其实是由一些与之共生的海洋微生物产生的。由于微生物可以通过发酵手段进行大规模培养,利于实行产业化,因此,利用海洋微生物来生产生物活性物质和海洋药物具有很大的潜力。

## 第十节 海洋生物活性物质与海洋药物

现代的海洋生物活性物质的研究始于 20 世纪 60 年代。1969 年,Weinheimer 等人从佛罗里达海域的等枝丛柳珊瑚(*Plexaura homomalla*)中分离出前列腺素 15R-PGA<sub>2</sub>,成为向海洋要药的里程碑,紧接着,世界各国相继投入力量进行研究。但由于采样困难,分离和生物试验繁杂,投资大,周期长,风险大等原因,再加上各种规章制度和检测严格等限制,难度很大,到 20 世纪 70 年代末期进入了低谷。直到 20 世纪 80 年代后期,在科技进步的推动下,以及临床医学的迫切需求,为寻找新药,又掀起了研究海洋药物的热潮,并取得了很大成效。到目前为止,已经发现具有重要生理及药理活性的化合物就达上千种。在此期间,我国的海洋药物研究与开发也取得了很大的进展,据初步统计,我国近海已发现具有药用价值的海洋生物达 700 多种。我国中山大学从 1978 年开始进行海洋生物活性物质及其药理作用的研究,取得了重要的成果,其中发现新的单体化合物及显著生理活性的物质有三丙酮胺、喹啉酮、柳珊瑚酸及其衍生物等 28 种,起显著生理活性的单体新化合物超过 35 种。国内其他单位也进行了卓有成效地研究,已发现或研制了紫菜多糖、螺旋藻多糖、河豚毒素、多不饱和脂肪酸等多种海洋生物活性物质,有的已经制成产品并投放市场,产生了显著的社会及经济效益。

海洋由于其特殊的生态环境,包含着极其丰富的生物来源的天然产物。自 20 世纪 70 年代以来,已经从海藻类、海绵类、海鞘类、海星类、棘皮动物、腔肠动物、软体动物、珊瑚及海洋微生物等海洋生物中分离出一系列有抗病毒作用的天然化合物,其中有性结构类型已成为抗病毒药物研究的导向化合物。基于现代分离和分析技术的发展、新的实验模型的建立和在病毒学方面分子生物学研究的进展,从海洋生物中寻找新的抗病毒药物已步入了一个新的时代。

## 第十一节 海洋生物材料

海洋生物材料是指由生物体产生、具有支持细胞结构和机体形态的一类功能



性生物大分子。这类材料分子结构多数有规律重复性,化学组成主要为多糖、蛋白质、脂类。在海洋生物材料开发中,开发利用最多的是从甲壳动物中提取的甲壳质和海藻中提取的海藻多糖。也有从动物的组织中提取蛋白质和脂类物质。由于这些材料量大易得,分子结构独特,用途广泛,许多国家在这方面开展了相当深入的研究,并在工、农、医、环保等领域得到广泛的应用。

## 一、甲壳质及其衍生物

甲壳质又名几丁质,是广泛存在于昆虫、甲壳类动物硬壳、真菌细胞壁及一些绿藻中的一种由 N-乙酰氨基葡萄糖聚合而成的多糖。甲壳质脱乙酰基即制成溶于稀酸溶液的甲壳胺,在甲壳胺的基础上引入离子型酸根,得到甲壳胺盐衍生物,最常见的是甲壳胺盐酸盐。盐型甲壳胺可溶解于水,使用方便。甲壳质、甲壳胺可经酰基化、羧甲基化、羟乙基化、碘化等反应,制成不同性能和用途的产品。

近几十年来,随着科学技术的飞速发展,甲壳质及其衍生物的研究和开发应用十分活跃。其制品应用涉及工业、农业、医药、食品、化妆品、轻工、印染、重金属提取与回收、有机物分离、环保等众多行业和领域。据报道,目前获得专利的甲壳质类产品有亲和层析介质、离子交换剂、固定化酶载体、照相底片、防火衣、液晶、手术缝合线、人工皮肤、人造肾膜、食品保鲜剂、声纳材料、植物生长调节剂、治疗皮肤病药物、固色剂等近百种。

## 二、海藻多糖

海藻多糖是海洋生物材料中的另一大的方面,是存在于细胞壁及间质的大分子糖类物质,具有明确的分子结构、组成单位和来源。如褐藻胶主要存在于海带、马尾藻等褐藻中,琼胶主要存在于江蓠、石化菜、紫菜等红藻中,卡拉胶主要存在于角叉菜、麒麟菜等红藻中。这类材料应用领域日益扩大,促进了海藻养殖业的迅速发展。在应用方面,主要涉及印染、食品、日用化工等行业。

## 三、海洋动物多糖

从棘皮动物海参中提取的酸性黏多糖,是由含硫酸根的氨基己糖、岩藻糖、己糖醛酸的杂多糖。实验证明,该酸性黏多糖能提高机体免疫,对多种肿瘤生长有抑制作用。从鲨鱼的体表分泌物和躯体软骨中提取的酸性黏多糖成分,具有增强机体免疫能力和抑制乳腺癌等多种癌症的作用,已开发出冲剂、浸泡片等多种剂型的保健品。

## 四、蛋白质和脂类

海洋附着生物,是一类量大、品种多的群体。由于附着能力极强,虽经海浪常年冲击,它们都安然无恙。现在研究证明,藤壶、贻贝等生物都是通过体内分泌黏性聚酚蛋白,在体外经酚氧化酶等一系列的酶催化反应,形成极其坚韧的且不溶于水的蛋白,将其牢牢地固着在附着物上。现在已将这种黏性蛋白提取出来,用于开发动物细胞培养的贴壁素、伤口黏合剂等产品。

## 第十二节 海洋动物疾病的诊断与防治

病害问题几乎困扰着我国海水各主要种类养殖业的发展。尤其是 1993 年以来,对虾病害造成的直接经济损失已达上百亿元人民币,对出口的创汇以及养虾业造成了严重影响,引起了社会各界的广泛关注。到目前为止,已报道的海水养殖病害的种类已达数十种,病原包括细菌类、真菌类、病毒类、寄生虫类、原生动物等等。危害的范围包括鱼、虾、贝的多数养殖种类。

### 一、重要水产养殖疾病病原的快速诊断技术

这些诊断技术主要包括核酸探针技术、PCR 技术和单克隆抗体技术。核酸探针技术,就是把 DNA 片段用放射性同位素或光敏生物素标记后制成的探针,与病原生物的 DNA 进行杂交,以此来确定病原携带者和传播者的一种分子生物学技术。该技术以其灵敏度高、特异性强、使用方便等优点,近年来在对虾病毒病的诊断中倍受青睐。PCR 技术,即聚合酶链反应(polymerase chain reaction, PCR)技术,具有灵敏度高、特异性强、反应快、操作简便、省时等优点,在医学领域已成功地用于检测人类遗传性疾病、传染性疾病、肿瘤等多种疾病。在对虾病原检测中,我国黄海水产研究所已经成功地将这一技术用于对虾病毒性病原和细菌性病原的检测。单克隆抗体是用杂交瘤技术生产的,其依据是当正常的脾脏细胞与癌细胞(如骨髓瘤细胞)融合后,一些杂交瘤细胞表现出两种细胞的性质,既能产生来自脾细胞的抗体,又能像瘤细胞那样快速地生长。单克隆抗体在海水养殖动物疾病诊断和检测中,可以结合其他免疫技术,如放射免疫分析技术(RIA)、酶联免疫检测技术(ELISA)、间接荧光抗体技术(IFA)等,对疾病做到准确、迅速地检测。

### 二、重要生产养殖病害的防治技术

造成生产养殖动物疾病发生的基本条件有三个:病原、养殖环境和养殖对象。



这三者的交互作用,使疾病得以发生并流行。切断其中的任何一环,就有可能防止发病。一些有远见的科学家正以一种全新的观念看待疾病问题。他们不是直接地用药物同疾病做斗争,而是致力于开发和增强养殖动物本身的抗病能力,优化养殖环境,进行综合防治,从而达到防止疾病发生的目的。在这方面,海洋生物技术起着不可替代的作用,其内容主要包括:疫苗的开发、免疫促进剂的开发和基因工程疫苗的生产。

## 主要参考文献

- Beck G and Habicht G S. 1997. 免疫与无脊椎动物. 科学(Scientific American 中译本)(3):7~11
- J. 萨姆布鲁克, E. F. 弗里奇, T. 曼尼阿蒂斯著. 金冬雁, 黎孟枫译. 1992. 分子克隆:实验指南. 科学出版社:北京, 822~851
- Litman G W. 1997. 鲨鱼和脊椎动物免疫的起源. 科学(Scientific American 中译本)(3):12~16
- Mullis K B, Ferré F and Gibbs R A 著, 陈受宜, 朱立煌等译. 1997. 聚合酶链式反应. 科学出版社, 北京. 288~289
- 孔杰. 1997. 海洋微生物的筛选与培养. 见:《海洋生物技术原理和应用》, 张士璀, 马军英, 范晓主编. 海洋出版社:北京. 6~27
- 方永强. 1998. 文昌鱼在生殖内分泌进化中的地位. 科学通报. 43 (3):225~232
- 王勇. 1998. 青岛文昌鱼 LIM 类同源框基因的序列分析和功能研究. 中国科学院海洋研究所博士学位论文
- 王壬学. 1991. 哺乳类动物的基因打靶——基因的定位转移和修饰. 海洋生物技术学术研讨会(1991. 5. 9~5. 11, 青岛)论文集. 109~114
- 王可玲, 张培军, 刘兰英, 尤锋, 徐成, 王建飞. 1994. 中国近海带鱼种群生化遗传结构及其鉴别. 海洋学报, 16 (1):93~104
- 刘宗柱. 1998. 重组鱼生长激素促进牙鲆生长及作用机理的研究. 中国科学院海洋研究所博士学位论文
- 刘保忠, 相建海, 宋林生等. 1998. 用同工酶及 RAPD 对栉孔扇贝种群遗传结构的研究. 中国科学院海洋研究所实验海洋生物学开放实验室研究年报, 4:280
- 庄孝惠. 1980. 学习. 纪念童第周教授. 见:童第周文集. 中国科学院发育生物学研究所童第周文集编辑委员会编. 学术期刊出版社:北京, 3~14
- 吴冰, 陈元霖, 桂慕燕. 1998. 条纹斑竹鲨线粒体 DNA 的研究. 遗传. 20 (4):23~25
- 宋林生, 相建海, 李晨曦等. 1998. 用 RAPD 标记研究对虾属六个种间的亲缘关系. 动物学报, 44 (3):353~359
- 张士璀, 郭华荣. 1997. 转基因海洋动物. 见:《海洋生物技术原理和应用》, 张士璀, 马军英, 范晓主编. 海洋出版社:北京, 190~199
- 张学成. 1991. 海藻遗传学的现状与展望. 海洋生物技术学术研讨会论文集(1991. 5. 9-5. 11, 青岛), 22~29
- 李文军. 1998. 海洋生物基因研究:资源开发的重大课题. 中国海洋报. 1998. 11. 17:第一版
- 李爱芬, 陈敏, 周百成. 1998. 褐藻光合作用色素-蛋白质复合物——研究进展和问题. 中国科学院海洋研究所实验海洋生物学开放实验室研究年报, 4:95~104
- 周令华. 1995. 海洋生物遗传多样性的监测与管理. 中国科学院海洋研究所实验海洋生物学开放实验室研究年报, 3:223
- 周百成. 1998. 中国科学院的生物技术——海洋生物技术. 中国科学院海洋研究所实验海洋生物学开放实验室研究年报, 4:79~84
- 郑家声. 1997. 海洋动物细胞的培养. 见:《海洋生物技术原理和应用》, 张士璀, 马军英, 范晓主编. 海洋出版

社:北京,28~40

- 相建海,刘旭东.1995.主要虾贝种质资源的生化遗传学研究.中国科学院海洋研究所实验海洋生物学开放实验室研究年报. 3:159~160
- 曾呈奎,相建海.1998.《海洋生物技术》.山东科学技术出版社,p.1~661
- 相建海,戴继勋,王可玲.1999.《海洋动物细胞和种群生化遗传学》.山东省科学技术出版社,p.1~195
- 桂建芳.1990.脊椎动物线粒体DNA的进化遗传学.动物学杂志,25(1):50~55
- 桂起权,张掌然.1990.人与自然的对话——观察与实验.浙江科学技术出版社.杭州:121
- 秦松,曾呈奎.1997.藻类基因、载体及表达系统.生物工程进展.16(6):9~12
- 谢志雄,杨代淑,熊全沫,郝广勤,吕朝阳.南方鲇线粒体DNA物理图谱及分析.水生生物学报,22(3):285~287
- 薛长湖,管华诗,于宜法.1996.现代生物工程分离提取技术在海洋生物资源开发上的应用.生物工程进展.16(6):49~53
- Attaway D H and O R Zaborsky. 1993. Marine Biotechnology, Vol. 1, Plenum Press, New York
- Connell J H. (1974) Ecology: Field Experiments in Marine Ecology. In "Experimental Marine Biology" (ed. Mariscal R N), pp. 21~24. Academic Press, London
- Gaicia - Fernández J and Holland P W H. 1996. Amphioxus Hox genes: insights into evolution and development. Genes and Development. Supplement: 71S~72S
- Herrnkind W F. 1974. Behavior: In Situ Approach to Marine Behavioral Research. In "Experimental Marine Biology" (ed. Mariscal R N), pp. 1~5. Academic Press, London
- Holland PWH, Garcia-Fernández J. 1996. Hox genes and chordate evolution. Developmental Biology, 173: 382~395
- Hong Y, Chen S, Winkler C and Scharlt M. 1998. Medakafish embryonic stem cells as a model for genetic improvement of aquaculture livestock. In "New Developments in Marine Biotechnology" (eds. Le Gal and Halvorson), pp. 129~134. Plenum Press, New York
- Jeffrey S. Levinton, 1995. marine Biology, Oxford University Press, 67~114
- Nishida H. 1987. Cell lineage analysis in ascidian embryos by intracellular injection of a tracer enzyme. III. Up to the tissue restricted stage. Dev. Biol. 121: 526~541
- Powers D A. 1990. Marine and Freshwater Biotechnology: A New Frontier. In "Biotechnology: Science, Education & Commercialization" (ed. Vasil I K), pp. 41~42. Elsevier Science Publishing Co. Inc., New York
- Spotte S. 1974. Aquarium Techniques: Closed-System Marine Aquariums. In "Experimental Marine Biology" (ed. Mariscal R N), pp. 1~5. Academic Press, London
- Wada H, Saiga H, Satoh N and Holland PWH. 1998. Tripartite organization of the ancestral chordate brain and the antiquity of placodes: insights from ascidian Pax-2/5/8, Hox and Otx genes. Development, 125(6):1113~1122
- Wada S, Katsuyama Y, Yasugi S et al. 1995. Spatially and temporally regulated expression of the LIM class homeobox gene *Hrlim* suggests multiple distinct functions in development of the ascidian, *Halocynthia roretzi*. Mech. Dev., 51: 115~126
- Wang Y, Lang G H, Saiga H, Zhang P J. Intron analysis of LIM class homeobox gene *Bblim* in amphioxus, *Branchiostoma belcheri tsingtaoense*. Developmental & Reproductive Biology, 7(1): 77~80
- Wang Y, Ma H M, Liu Z Z et al. 1998. cDNA cloning, sequence analysis of the LIM class homeobox gene *Bblim* in amphioxus, *Branchiostoma belcheri tsingtaoense* and its expression in embryos. Developmental & Reproductive Biology, 7(2): 21~27



Yasui K, Zhang SC, Uemura M et al. 1998. Expression of a twist-related gene, *Bbtwist*, during the development of lancelet species and its relation to cephalochordate anterior structures. *Developmental Biology*, **195** (1): 49~59

# 第六章 人类活动对海洋生物的影响和作用

## 第一节 海洋生物资源的合理开发与持续利用

### 一、世界海洋生物资源概况

在占地球总面积 71% 的海洋中,蕴藏着数十亿吨的鱼类和其他生物资源。除大型藻类外,具有重要商业价值的海洋动物有 800 多种,可分为五大类:鱼类、哺乳类、软体动物、甲壳动物和藻类,其中鱼类的产量最大。据联合国粮农组织估计,世界鱼、贝类(深海鱼类和南极磷虾除外)最大持续渔获量达  $1.5 \sim 1.8 \times 10^8$  吨。根据其实际年渔获量可以将世界海洋捕捞对象分为 6 级,见表 15。

表 15 世界海洋捕捞对象产量分级(引自杨纪明)

产量级	实际年产量( $\times 10^4$ 吨)	渔业规模	捕捞对象
特级	>1 000	特大规模渔业	秘鲁鳀是世界海洋惟一单种最高产量的捕捞对象
I 级	100~1 000	大规模渔业	狭鳕、远东沙鳕鱼、日本鲈等 10 多种
II 级	10~100	中等规模渔业	黄鳍金枪鱼、带鱼、鲷鱼、中国毛虾等 60 多种
III 级	1~10	小规模渔业	银鲳、三疣梭子蟹、曼氏无针乌贼等约 280 种
IV 级	0.1~1	地方性渔业	黄姑鱼、鳀鱼、口虾蛄等约 300 种
V 级	>0.1	兼捕性渔业	黑鲷、大菱鲆、龙虾等 150 种

在数千种海水鱼类中,仅有少数种类是世界渔业的主要捕捞对象,包括鳕科、鲱科、鲭科、鲛科、竹刀鱼科、玉筋鱼科、胡瓜鱼科、灯笼鱼科、金枪鱼科和鲨类等。甲壳类、头足类和鲸类也是重要的海洋生物资源。主要捕捞对象包括:甲壳类的北方长额虾、堪察加拟石蟹、微点黄道蟹、拟寄居黄道蟹,头足类的太平洋褶柔鱼、巴特柔鱼、纽芬蓝滑柔鱼,鲸类的长须鲸、白长须鲸、座头鲸、大须鲸、小须鲸、抹香鲸、灰鲸等种类。

从世界主要经济动物捕捞对象的历年产量来看,能够保持稳定产量的种类很少,大多处于下降趋势,鲸类尤为明显。由此可见,海洋生物资源的可持续利用问题亟待解决。



## 二、人类对海洋生物赖以生存的海洋环境的破坏

引起海洋各种经济生物资源不断衰退的原因有很多,但人类对海洋环境的破坏是其中最主要的原因。海洋为人类生存提供了丰富的资源和广阔的活动场所,为人类社会经济可持续发展创造了优越的自然条件,海洋环境不仅包括生态环境,而且包括生存环境。人类在不断进行海洋开发和向海洋索取的过程中,自觉和不自觉地破坏了海洋环境。实际上人类对海洋环境的破坏,不仅是由于海水污染而引起的海洋生态环境的破坏,其他,如河流大型水利工程建设,流域土地利用方式和植被的变化,以及人类在海岸带的许多活动,对于包括生存环境在内的海洋环境均能带来不同程度的负影响,给人类实现可持续发展战略带来很大困难。

### (一) 大河干流水利工程对海洋环境的影响

加利福尼亚湾曾经是世界上鱼类最多,捕鱼量最高的生态系统,其河口三角洲区也是美国西南部最重要的湿地。由于克罗拉多河多处筑坝截流,入海径流量锐减,致使海湾捕虾量大幅度减少,许多物种的生存面临威胁,三角洲湿地生态环境退化。尼罗河阿斯旺大坝兴建后,地中海东部沙丁鱼捕获量减少了 83%。多瑙河上铁门大坝兴建后,流入黑海的硅酸盐减少了  $2/3$ ,致使某些藻类大量繁殖,鱼类资源急剧减少。许多国家对于大河干流兴建水利工程给海洋环境带来的负影响进行了系统的观测研究,并提出了有关保护海洋环境生态平衡的措施。我国也曾注意到了三峡工程对于长江口及其临近海域生态环境的影响,并组织了调查研究。但对黄河等大河却没有给予足够的重视。海洋环境的变化直接影响了海洋生物资源的可持续利用,如中国对虾和重要鱼类产卵场的变迁等。

### (二) 围海造地破坏了海洋环境

由于陆地耕地资源的减少,世界各沿海国家围海造地盛行。据不完全统计,至 20 世纪 80 年代末,仅中国就围海造地约  $120 \times 10^4 \text{hm}^2$ ,围海造地确实缓解了部分地区耕地缺乏的现状,但也给海洋生物资源的可持续利用带来不利的影响,如航道水域缩小,海湾水域面积和纳潮量减少等。

### (三) 红树林砍伐破坏海洋环境

红树林是生长在热带潮间带的木本植物,红树林生长区内有丰富的物种多样性,生物资源丰富,对全球 C、N 等物质循环具有重要意义,同时又能有效地防止海

岸侵蚀。目前,我国的红树林已遭到严重破坏,破坏面积达 2/3。红树林的破坏直接影响了海洋生物的多样性和资源的持续利用。

上述情况说明,海洋环境的保护和生物资源的可持续利用密切相关。因此,我们应当树立保护海洋环境的观点,保护海洋生态环境就等于保护了生存在海洋中的生物资源,保护了我们人类自己!

### 三、我国海洋生物资源利用现状

#### (一) 我国海洋生物资源

我国海岸线长达 18 000km,总面积约  $318 \times 10^4 \text{km}^2$ 。其中大陆架面积  $140 \times 10^4 \text{km}^2$ ,是我国海洋渔业的主要渔场,自然资源十分丰富;海域内大小岛屿星罗棋布,共约 6 500 余个,岛屿岸线长 14 000km。

我国海洋鱼类 2 000 余种,虾、蟹类 1 100 余种,海洋贝类 3 000 种左右(其中头足类 80 余种),海兽约 40 种,底栖海藻约有 1 000 种;主要捕捞对象有 200 余种,多获性种类 300 余种,其中年渔获量曾经超过  $10 \times 10^4$  吨的有带鱼、绿鳍马面鲀、黄鳍马面鲀、蓝圆鲀、大黄鱼、小黄鱼、鲈、鲱、毛虾和枪乌贼等 10 种。以暖水性和暖温性种类为主,冷温性种类主要有高眼蝶、太平洋鲱鱼和鳕鱼几种,尤其缺乏寒带和大洋寒流分布海区的资源量很大的种类。

#### (二) 我国海洋捕捞业

我国近海渔业资源的开发先后经历了三个时期:一是稳定发展时期,渔业资源潜力较大,单位产量和总产量随捕捞力量的增加和捕捞技术的提高迅速上升;二是生产徘徊时期,渔业资源已经被充分利用,总产量与捕捞力量的增加失去平衡,单位产量逐年下降。渔获物日趋低龄化、个体小型化;三是捕捞过渡时期,总产量达至  $300 \times 10^4$  吨(1974 年)以后,基本处于停滞状态,以后(1987 年)随着捕捞力量大幅度增加,总产量又有明显增加,单位产量大幅度下降,渔获物严重低值化。渔业资源调查和研究工作与渔业生产的发展适应、密切结合也经历了不同的发展时期,随着渔业资源的状况变化进行相应的调整,以 20 世纪 70 年代中期为线大体上可以分为两个不同的时期。前期以主要捕捞对象的生物学、洄游分布、数量变动和资源评估力为中心的种群动态研究为主,进行渔场、渔汛和渔获量预报;后期则以近海渔业资源保护、管理和增殖为中心,进行渔业生态系调查,侧重于渔场生态环境、饵料基础、种间关系,渔业资源的数量、生态结构和补充特性及其年间变化,资源增殖潜力和生态容量的研究。

新中国成立 50 年来在渔业生产力解放的基础上,国家的扶持和科学进步促进



了海洋捕捞业的迅速发展,我国海洋捕捞的产量 1989 年突破了  $500 \times 10^4$  吨大关,海洋总渔获量 1997 年为  $2\,176 \times 10^4$  吨(不包括台湾省产量,以下同)占全国水产品总产量的 60.4%,其中海洋捕捞产量为  $1\,385 \times 10^4$  吨。我国的远洋渔业始于 1985 年,具有起步晚,发展迅速的特点,1997 年产量已达  $130.7 \times 10^4$  吨。

### (三) 我国海水养殖业

海水养殖业是大农业和水产业的重要组成部分。我国海水养殖业历史悠久。新中国成立以后,特别是近 20 多年来,我国海水养殖业发展迅速,1997 年海水养殖产量为  $791 \times 10^4$  吨,海水养殖中年产量超  $10 \times 10^4$  吨的有贻贝、海带、扇贝、缢蛏和对虾等,海水养殖产量占养殖总产量的 39%。

我国海水养殖业发展速度较快的原因之一就是大约每 10 年水产养殖技术就有一个新的突破,20 世纪 50 年代由于海带自然光育苗和浮筏式养殖技术的开发,促成海带养殖业的迅速发展;60 年代解决了紫菜采苗、育苗养殖技术以及牡蛎采苗养殖技术;70 年代解决了贻贝采苗养殖技术;80 年代开发了中国对虾的工厂化育苗、养殖技术,以及海湾扇贝的引种成功,使 90 年代初我国对虾、扇贝养殖总产量跃居世界第一。正因如此,我国海水养殖业实现了举世瞩目的藻、虾、贝三次产业浪潮。从沿海各省区养殖产量来看,山东产量最高,其次是辽宁和福建。从产品结构来看,以贝、藻类养殖产量为主,鱼虾养殖产量较低。目前,第四次产业浪潮—海水鱼类养殖—正在形成,相信在不久的将来,我国的海水增养殖理论和技术也会在世界水产界独树一帜,并具有一定的特色和较高的水平。

### (四) 我国水产品加工业和海洋药业

水产品的保鲜和加工是捕捞和养殖生产的延伸,是整个海洋渔业不可或缺的组成部分。解放前渔业在国民经济中的地位微不足道,水产品保鲜和加工生产的基础尤其薄弱。建国以来渔业生产得到了迅速发展,但水产品加工却一直在慢速前进,长期摆脱不了传统的加工方式。近十几年来改革、开放给水产加工业带来了生机和活力,水产品加工业已发展成为包括制冷(冻结、冷藏、制冰、贮冰)、腌制、罐头、干制、熟制、鱼糜加工、鱼粉与饲料加工、水产制菜及海藻工业(提取碘胶、醇及海藻食品)等十多个专业门类的庞大行业,对于促进捕捞和养殖业的发展,增加市场的有效供应,提高渔业产品的整体经济效益起着重要作用。

海藻综合利用的科研和生产在我国起步较早,20 世纪 60 年代中期主要集中在碘、褐藻胶和甘露醇提取工艺的研究和生产上。近几年随着制胶工业的发展,其产品陆续投放国际市场。居世界海产品产量之冠的海带的深精加工产品可占总产量的一半左右,不仅扭转了海带长期滞销的局面,而且还可用于出口换汇。

近十余年来鱼、虾养殖业的迅速发展也促进了饲料加工业的发展,围绕着饲料加工机械、饲料配方、添加剂、加工技术和工艺,进行了大量的研究工作;正在逐步实现加工设备的系列化、标准化,建立完善的水产饲料工业技术体系。

建国以来围绕水产品加工进行的主要科研工作:保鲜方面,先后进行了用冷海水,渔船改装隔热舱,微冻、冷藏等保鲜技术以及渔船冷冻、平板冻结等装备的研究。水产品加工方面进行了鱼糜制品、水产熟食品、调味食品、海藻系列食品、低值杂鱼的综合利用,防止水产品油脂酸败、霉变和虫蛀,鱼品、贝类和鱼、虾配合饲料加工机械和干燥设备等的研究。综合利用方面,在鱼粉、鱼油利用,藻类加工和利用,核糖、核酸和河鲀毒素提取利用,鱼、虾配合饲料的配方和工艺的研究以及水产品的生化变化、营养组成、标准化、区划的研究等都取得显著的成果和进展。

我国利用海洋药物历史悠久,历代医药专著的记载及至明朝李时珍《本草纲目》共收录 100 多种,1996 年覃玉海在《蓝色本草——中国海洋湖沼药物学》中共记载 859 种。由此可见,我国海洋药用资源十分丰富,具有广阔的开发前景。我国有关海洋药物的研究与开发起源于 20 世纪 60 年代,30 多年来,我国科技工作者发现了一大批海洋生物活性物质,如海生毒素、褐藻氨酸、海生皂甙、海洋甾醇等。同时,也开发出一大批医治病毒性疾病、癌症、心脑血管病和增强免疫功能的药物,如藻酸双酯钠、褐藻淀粉硫酸酯、褐藻酸钠、甘露醇烟酸酯、血海灵、复合 MPS、鱼肝油酸钠、珍珠精母注射液、海星胶代血浆、除毒河鲀肝油、玉足海参黏多糖、海龟甲胶等。随着世界和我国海洋生物活性物质和海洋药物研究事业的发展,海洋药业将会成为具有全球竞争性的巨大产业,海洋药物开发的前景十分广阔。

## 四、海洋生物资源的保护和持续利用策略

面对海洋环境不断遭到破坏,海洋生物资源持续下降的现状,如何做到合理开发利用?采取哪些管理措施?从而保持海洋生物的最佳生物学基础,群体组成结构及高水平、高效益的生态系统,使生物资源得以持续利用,这是一项需要不断探索和研究的系统工程。

### (一) 坚持走“可持续发展”之路,实现“蓝色农业”的第二次飞跃

世界大多数国家的水产业都有“发展—滑波—调整—持续发展”的经历。人们在过去的很长一段时间里主要采用片面追求高产的生产方式,获得量大质劣的产品。只注意眼前的经济效益,忽视了生态效益。今后的海水养殖业一定要实现养殖生物良种化、养殖技术生态工程化、养殖产品洁净化和高质化,最终实现海水养殖业持续、高效、健康发展。在未来的工作中,首先要树立环境保护、资源保护及生态意识,平衡沿海各种经济的需要,不同产业在生态、社会及经济多方面的相互关



系及相互影响必须认真加以研究。此外,就单个养殖系统或产业而言,内部的调整也是必须的。其次,一定要实现由数量膨胀型向质量效益型,由单纯追求经济效益向经济、社会、生态效益三者并重的转变。

## **(二) 以养殖生态学理论为基础,进一步科学地 调整已养海区的产业结构**

多元化养殖(混养)的原理是将生态位不同、习性和行为互利或相容的种类,按适当的比例搭配养殖在同一水体,从而实现充分利用水体空间、饵料资源,强化水体中物质循环,保持养殖系统稳定,以较低的成本换取高产优质水产品的目的。因此多元化养殖成功的前提是水体空间、饵料资源状况与养殖种类的生活、生长要求吻合并且种间互利,故对种类和数量要有明确的要求,而不是简单的搭配。近年来在“可持续发展”和“洁净生产”的思想倡导下,欧美水产界借鉴我国和亚洲的养殖经验大力开展多元化技术研究,也取得了很多成果。科学地开展浅海和滩涂多品种、多元化的综合养殖,特别是适当增加大型藻类养殖面积,有助于养殖海区环境的改善。各地可以根据当地的实际情况,选择合理的养殖对象。在缺乏理论指导的情况下,各地在开展综合养殖的过程中,除选好种类或类群搭配外,一定要注意养殖规模和养殖密度的关系等问题。对于一个特定的养殖生态系来说,其养殖容量和环境容量是一定的。目前不同养殖模式中,对虾、贝类和大型藻类的养殖容量尚未查明,在未来的理论研究工作中,必须认真加以研究。

## **(三) 实施“良种工程”,不断推出养殖新品种**

目前,进行海水养殖的苗种绝大多数都没有经过系统的人工选育,其遗传基础还是野生型的,生长速度,抗逆能力乃至品质质量都急需经过系统的人工选育而加以改进。必须实现养殖对象的品种化,不断推出养殖新品种,促进苗种生产持续健康的发展,从根本上解决目前因种质衰退而造成的一系列问题。

选择育种是育种的最基本、最常用的方法之一。虽然收效慢,但技术要求低,基层生产单位也可以开展工作,如方法得当(建立选择养殖系统程序)也可以较快地达到一定的效果。为了缩短育种周期,杂交育种也可以在育种中得以应用,尽管种间配子相容性较低,而种内杂交,即在不同地理种群间的杂交,也可以达到利用杂种优势的目的。雌核发育是建立纯系的有效手段,如在选择育种中得以应用,将大大加快育种速度。多倍体育种已经取得了一定的突破,如直接诱导三倍体的长牡蛎和通过四倍体与正常二倍体杂交而获得的三倍体长牡蛎都具有一定的生长优势,但对其他贝类来说,是否具有优势以及在生产应用的可行性等都有待进一步研究。基因工程的应用潜力在不远将来可望给海水增养殖业带来巨大的效益和革命

性的变化。

#### (四) 运用高新技术合理开发海洋生物资源

目前,世界各海洋大国都把海洋生物资源开发中高新技术研究,视为 21 世纪海洋经济腾飞的希望,相继建立有关的研究机构和开发中心,投入大量人力、物力、财力进行研究,取得了重要成就。主要包括:

(1) 海水增养殖技术研究。这是海洋农牧化的技术保障,有新苗种培育、高效低成本配合饵料、病害防治,以及生物能源和营养物质综合开发利用等研究项目。包括基因工程育种和细胞工程等。

(2) 海洋生物代谢研究。直接对采集的海洋生物提纯,并分离相关基因通过基因工程将目的基因转移到微生物中,进行工厂化的大量生产。

(3) 海洋污染物的生物降解治理研究。研究生产能降解危害海洋环境的污染物的细菌,通过这些细菌的降解作用,清除石油溢流、放射物、卤化物等污染物质。

(4) 建立海洋生物利用系统和辅助系统的研究。包括大规模海水养殖新技术和生产系统,有关遥感器、控制技术,以及深潜器等采集系统。

#### (五) 实施“外延稀养”战略,减轻养殖对近岸海区的环境压力

据调查,目前已利用养殖的滩涂和浅海海区(水深均在 15m 以内)是陆源污染最为集中的海区。未来的海水养殖将采取先进的养殖技术和设施,将养殖区域拓展到 20m 水深的海区,局部可达 30~40m 水深的海区。水深较大的海区,水交换率高,污染物含量低,因此向深水海域发展养殖将减轻各种污染对养殖生物的影响,生产出健康洁净的产品。随着鱼、贝、藻等养殖区的外移,近岸区的养殖密度将得以有效的解决,甚至完全可以实施内湾和近岸数公里海区内禁养,此举将明显减轻浅海养殖对沿岸浅水区环境的影响,有利于浅海生态系统的恢复和环境保护,也有助于近岸相关种群资源的恢复和沿海捕捞业的振兴;实施深水养殖战略,还沿海地区以青山绿水,也将有利于我国沿海生态旅游业的发展。

## 第二节 人类活动与海洋环境健康

### 一、引言

当今世界,人类正面临着人口、资源、环境三大问题。随着人口的急剧膨胀,能源消耗的日益增多和环境污染的加剧,人类陆地生存空间受到了越来越大的威胁,于是人们就将目光转向了海洋。海洋相当于陆地面积的 2.4 倍,她可吸收人类活



动向大气释放的二氧化碳的一半,大气水分的 86% 来自海洋,海洋环流调控地球热量和气温的能力与大气环流相当。她还是名副其实的“聚宝盆”,蕴藏着极其丰富的生物、矿产、化学、动力、热能和空间等资源。她为我们提供食物、药物、矿产、水及航运、娱乐的便利,此外她还有调节气候的作用。如果合理使用,还可以为人类处理一部分废弃物。人类并不生活在海洋上,但海洋却是人类消费和生产所不可缺少的物质和能量的源泉。

海洋物种十分丰富,海洋生物是人类优质蛋白质的供应地,虽然人类消耗海洋生物的总量可能只占食物总量的 1%,可却占了人类消耗蛋白质总量的 10%。海洋也是地球上最大的基因库,海洋天然产物的特异结构和生理活性是陆源生物所不能比拟的。据估计,世界上有一半以上的药物模仿天然植物合成,四分之一的药物直接从植物中提取或以植物为原料制成。海洋生物已开始为农业、医药及生物技术工业提供各种原料。业已开发出多种用于治疗癌症、艾滋病、心血管病等疑难疾病的药物。螺旋藻、DHA、鲨鱼软骨等的用途更是人所共知。可以预期海洋这个巨大的基因库必定会为人类战胜各类疾病作出更大的贡献。此外,特殊生态环境(高温、高硫化氢、高硫酸盐)下的某些海洋生物生活方式的研究还可为我们人类提供研究在极端条件下生物的便利。

海洋是地球上开发和利用最晚的一个领域。由于海洋的广袤和深邃,人类这种陆地动物缺乏进入深水的天然条件,因此,长期以来海洋及其生物群落较少受到人类的严重干扰和影响。在古代,人类只能在沿海捕鱼、制盐和航行,海洋的主要用途是向人类提供食物。在人类历史很长的一段时间内,海洋经济占国民经济的比例始终是很小的。海洋曾经一直被看作是倾泻废弃物的最合适场所,认为浩瀚的海洋具有无限吸收人类废弃物的能力;直到 19 世纪 80 年代甚至包括许多科学家在内都认为海洋鱼类资源是取之不尽的。然而到了 20 世纪,情况就大不相同了,科学技术的突飞猛进,使人类有能力进入到海洋各处。人类不仅在近海捕鱼,还发展了远洋渔业,渔船越来越大,越来越先进,渔具也越来越大,同时还配备有精密的鱼群探测仪;不仅捕捞鱼类,而且还发展了各种海产养殖业;不仅在沿岸制盐而且还发展了海洋产矿事业等。海洋现已成为人类生产活动非常频繁的区域。

虽然早在几千年前,人类已经懂得如何从海洋获取某些有用的资源,而真正意识到海洋环境对人类社会发展的重要性则是在上世纪下半叶。尤其是第二次世界大战后,现代海洋开发事业迅猛发展,人类对海洋的依赖程度越来越高,同时海洋对人类的影响也日益增大,海洋污染事件愈趋频繁,再加上人口的高速增长,使人类在短短的数十年间对海洋生态环境产生了显著的影响。海上溢油事件频繁发生,重金属污染、有机锡污染、水体富营养化引发的赤潮等发生次数越来越多。人类的滥捕、滥捞已导致多种鱼类资源量显著下降或枯竭。现在人们已经意识到海洋的环境容量和生物资源都是有限的。

中国是一个海洋大国,海洋资源非常丰富,并且是开发利用各类海洋资源最早

的国家。尤其是海洋生物资源,大约有两万种,光鱼类就有 3 000 多种,在保持生态平衡的条件下可年捕  $500 \times 10^4$  吨。改革开放以来研究海洋、开发海洋的事业更是日新月异,沿海各省市纷纷提出各种开发利用海洋的方针政策,如:山东的“海上山东”、辽宁的“海上辽宁”、江苏的“海上苏东”、福建的“海上田园”、广西的“蓝色计划”、浙江的“海洋经济大省”等等。但是,在这一系列“辉煌”的背后,我们也应清楚地看到海洋环境正面临着巨大的压力,海洋环境健康正受到前所未有的威胁。如果这一环境问题得不到及时解决,势必会阻碍海洋产业的进一步发展、危害人类自身的生存。人类活动可以影响海洋环境的健康,而海洋环境健康的退化也会反过来影响人类的活动。

## 二、对海洋环境健康产生影响的人类活动

海洋环境为地球上连成一片的海和洋的总水域,包括海水、溶解和悬浮于水中的物质、海底沉积物,以及生活于海洋中的生物,它是一个非常复杂的系统。由于海洋处于生物圈的最低位置,污染物一旦进入海洋之后就很难再转移出去,不能降解的污染物便在海洋中积累起来。有史以来人们就把各种废弃物直接或间接地排入海洋,但由于排入量小,没有造成危害。然而自从工业革命以来,随着全球人口的急剧增加和机械化、自动化工具的使用,人类活动的规模越来越大,一些人只追求利润,只顾眼前利益,不顾长远利益,只顾地方利益,不顾全局利益,只顾经济利益,不顾社会利益,违反科学规律地向海洋中乱倒废弃物、乱捕乱捞和某些不科学的海岸构筑物的兴建给海洋环境健康带来损害,使海洋原有的几百万年以来建立起来的生态平衡受到了威胁,甚至使某些地区的海洋生态环境遭到不可逆转的破坏。沿海的海滨沼泽地、珊瑚礁、浅滩、河口、岩洞、红树林和海滩是大多数海洋生物生活的地方,沿海地区是已知的  $2 \times 10^4$  种鱼类的大部分、 $3 \times 10^4$  种软体动物和几乎全部甲壳动物的栖息地。因此沿海地区是生物最丰富,但也是海洋生态环境最脆弱、遭破坏的最严重的地区,是我们人类给海洋环境健康施加压力最大的地方。

虽然就大洋整体而言,其环境健康尚可,可是局部海域,尤其是人类活动较为强烈而海水交换又比较弱的港湾、河口、峡湾等地,情况就不容乐观了。海洋环境健康的发展趋势更不容乐观,从大部分发展中国家来看,情况甚至变得越来越糟。人类这种不负责任的行为已经遭到大自然无情的报复,比如海洋生物多样性减少,渔业资源减少甚至枯竭等等。近年来氮、磷、有机物等的大量排放导致许多沿海、河口、港湾等海域的海水发生富营养化,从而使赤潮发生越来越频繁,如 20 世纪 70 年代,有关赤潮的报道是每年 2~3 次,赤潮生物只有几种;到了 90 年代则上升到每年 40~50 次,赤潮生物涉及硅藻、甲藻甚至浮游动物的几十个种类,给渔业生产乃至人民的身体健康造成了极大的危害。



对海洋环境健康造成危害的人类活动有:工农业生活污水排放、海上倾废、水产养殖、海洋捕捞、海上运输、(海岸)工程建设、海洋资源开发、内陆地区的人类活动(森林砍伐、大型水利工程等)、娱乐休闲等。

## (一) 海洋健康的定义及评估

海洋环境是一个复杂的体系,它包括河口、沿岸水体及大洋。在那里,物理、化学及生物过程互相作用。海洋健康可以从四个方面来考虑:①水体的健康(其固有的物理化学性质不被人为改变,水质不对其中的海洋生物产生危害);②底质健康(不对上覆水水质及底栖生物造成危害);③生物健康(生态平衡、合理的生物多样性);④能长期满足人类的各种需求。

不当的人类活动使海洋中对水质、底质及生物体有害的物质大量增加,这些物质中有些是天然存在的,人类活动提高了其含量水平;有些在天然水体中不存在,从而增加了新的物质,致使水质和底质恶化,自然生态平衡遭破坏。

人类活动对海洋环境健康的影响包括:①对海洋理化环境的影响(如对水质的影响及对底质的影响)及②对海洋生态系统的影响(如对浮游植物的影响、对浮游动物的影响及对底栖生物的影响等)。而海洋环境健康又可对人类活动造成影响,如对海水养殖业的影响、对渔业资源的影响,以及对人类自身的影响。

对海洋环境健康产生影响的污染物入海途径有:陆地径流、地下水输入、大气输入及沉积物/悬浮物的释放(二次污染)、养殖废水污染、倾废、海岸工程、海上直接污染等。

## (二) 人类活动对海洋理化环境的影响

### 1. 对水质的影响

几乎所有的人类活动都可对海水水质造成影响(负面影响),如工农业、生活废水的排放使得海水中重金属、洗涤剂、农药及放射性物质浓度的增加及 N、P、有机物等营养物质的增加;海上石油运输和石油开发使海水中的烃类化合物增加等等。这些污染物进入海洋水体后会经历各种各样的物理、化学过程进而改变原有水体的感观性状(色、嗅、味、浊),物理、化学性能(温度、pH 值、溶解氧含量、氧化-还原电位、放射性等)及化学成分(有机、无机)。水质的恶化会影响水体中海洋生物的健康或破坏海洋生物原有的生活习性,同时也可影响到底质的环境健康。

### 2. 对底质的影响

对水质产生影响的人类活动不可避免地要对海洋底质产生影响,许多难降解、难转化的人为污染物都有可能在海洋沉积物中累积起来,影响海洋底质环境的健

康从而对海洋底栖生物和生态系统产生影响。某些污染物在水体中时由于其低浓度既不对水质也不对水体中的生物产生影响,然而当它们在沉积物中聚集后就有可能对海洋底栖生物和生态系统产生影响。聚集在沉积物中的某些污染物在条件允许时(大风、大浪情况下沉积物被搅起,底质的氧化、还原环境的改变等)还有可能被重新释放到海水中,从而对水质及水体中的海洋生物造成影响,这就是所谓的二次污染。

3. 其他影响

某些人类活动还有可能直接或间接地对海流、潮汐、沉积作用等产生影响。如一些海岸工程(港口建设、围海造田等)可直接影响该海区的海流、潮汐及沉积作用。由工农业、生活污水排放引起的海水的富营养化及随之而来的赤潮也可间接地影响局部海域的沉积过程。这些自然过程的破坏不可避免地要对海洋的水质、底质和生态系统产生影响。

(三) 人类活动对海洋生态系统的影响

N、P等营养物质:海洋中浮游植物所需的营养成分有很多,主要有氮(N)、磷(P)、硅(Si)、有机物、微量元素及维生素等。由于 Si、有机物、微量元素及维生素等在海水中的含量相对比较大,一般不会成为浮游植物生长的限制因素。因此,近海水体中浮游植物生长的限制因素一般只有 N、P 两个元素。根据国外报道,往往 N 是海域生产力的限制因素。但中国沿海的情况正好相反, P 是限制因素,这可能与我国在农业上主要使用氮肥且水土流失比较严重有关。因此,向近海水体中输送过多的 N、P 是海水发生富营养化的主要原因。向近海水体输送 N、P 的主要途径有:工农业、生活污水的排放、海水养殖中的废水排放和剩余饵料的分解产物及沉积物中 N、P 的再释放等。N、P 等营养物质在海洋生态系统中发挥着双刃剑的作用:一方面,较高浓度的营养盐是提高初级生产力的基础,世界著名的渔场均位于营养盐浓度较高的沿岸和上升流区域;另一方面,高浓度的营养盐也是水体发生富营养化和赤潮的基础。近几十年来,全球范围的近海和河口地区的富营养化和赤潮问题已变得十分严重,给海洋环境健康、渔业生产及人们的身体健康带来巨大损失。一般来说,农业废水的 N 含量较高,而其他废水的 P 含量较高(表 16)。

表 16 不同来源的污水中 N、P 所占的比例(%)

元素	生活排水	家畜排水	工业排水	农业排水
N	32.9	23.9	17.3	25.9
P	43.4	29.3	20.5	6.7



由水体富营养化所引起的藻类大量繁殖(或称赤潮)对海洋健康的危害表现在以下几个方面:① 大量的赤潮生物会堵塞某些海洋动物的鳃,使其窒息而死;② 赤潮生物尸体分解时消耗大量水中的氧气,引起水体严重缺氧从而危及海洋生物,缺氧还可造成  $\text{NH}_3$  及  $\text{H}_2\text{S}$  的产生,它们对海洋生物都有毒害作用;③ 赤潮毒素还能直接毒害海洋生物;④ 恶化的水质和底质环境还会使海域环境恶化,疾病滋生;⑤破坏该海区的生态平衡,使之生物多样性减少和种群结构发生变化。

重金属污染:海洋重金属污染主要来源于工矿业生产。其进入海洋的途径主要是未经处理的工矿业废水的直接对海排放或通过河流入海。主要的污染重金属有:  $\text{Hg}$ 、 $\text{Cu}$ 、 $\text{Zn}$ 、 $\text{Cr}$ 、 $\text{Cd}$ 、 $\text{Pb}$ 、 $\text{As}$  等。随着时空的变化,这些毒性物质也在不断地改变它们存在的位置和毒性。除了生物有时能以数百倍的能力富集某些化学品外,某些生物还能转变有毒物质的形态,使它们更具毒性。人类活动已使某些海域重金属的人为增加量达到数百倍以上。表 17 为香港及邻近海域表层海水中重金属的人为增高倍数(表层元素平均浓度除以表层海水元素的背景值)。

表 17 香港及邻近海域表层海水中重金属的人为增高倍数

元素	Zn	As	Cu	Ni	Pb	Cr	Se	Cd	Hg
倍数	240	0.6	9.0	33	220	3.3	3.3	6.9	3.6

PCBs、PAHs 及有机氯农药:PCBs 和 PAHs 是多氯联苯和多环芳烃类有机化合物的简称。PCBs、PAHs 及有机氯农药来源于化工生产、汽车尾气、固体废弃物燃烧及农业废水排放等,主要通过河流及大气进入海洋。它们以难降价、三致(致癌、致畸、致突变)而著称。在自然界中它们是相当稳定的化合物,易溶于脂中,不会被新陈代谢所破坏,通过食物链中各营养级生物的放大作用,最后富集在高级食肉动物体内。它们随着海流、大气及海洋生物的“传递”作用,可以影响到远离污染源的地方,如人们已在两极的海洋生物中找到了这些污染物,它们会影响某些海洋动物的繁殖。虽然人们现在已经不使用这种农药了,但它的影响只有到数十年后才能彻底消除。

热污染:热污染来源于一些沿海发电厂(尤其是核发电厂)冷却水的排放等。在夏季人为增温超过  $1^\circ\text{C}$ ,在冬季人为增温超过  $2^\circ\text{C}$ ,即被认为发生热污染。热污染可造成水体溶解氧降低、某些有毒物质毒性增高、海洋生物的生化反应速度的提高及能量需求增加、某些细菌的繁殖加速等危害,它能造成海洋生物(尤其是幼鱼和浮游动物)的死亡和海洋生态系统的破坏。已有过某些珊瑚礁因为热污染而死亡的报道。事实上有些热带地区海洋生物的栖息温度仅比致死温度低几度。

放射性污染:放射性污染是主要由放射性核素引起的一类特殊污染,它来源于核试验后的大气飘尘、核电厂的冷却水、海上核倾废及废弃的核动力舰船、潜艇等。放射性核素可通过自身衰变而放射出  $\alpha$  和  $\beta$  射线使海洋生物受到损伤。

**有机锡污染:**有机锡最早是用作船身涂料的添加剂的,它的加入大大地抑制了船身污损生物的附着,可加快船的航行速度及降低船的维护成本。有机锡作为污染物最早是由法国人发现的,养殖者们在大西洋沿岸的拉罗舍尔(La Rochelle,著名的牡蛎养殖区和私人游船码头)发现养殖牡蛎的个体越来越小,且幼体畸形的情况越来越严重。经研究发现罪魁祸首是游船涂料中的有机锡。 $\text{Sn}$ 本身的毒性较小,但如果变为有机锡后,它的毒性就成倍增长。由于这一发现,现在世界上大多数发达国家都已禁止在近海船只上使用这种化合物,而以其他毒性较小的化合物取而代之。

**海上石油污染:**海上石油污染主要来源于油船压舱水、事故性溢油和滨海及海上石油生产过程中的排放。其中以事故性溢油最具不确定性、最难预防,对局部海域来说危害最大。第一次大规模的海上事故性溢油发生在1967年的英格兰西南部海域,当时有近 $12 \times 10^4$ 吨的原油被排入海中;美国加利福尼亚州巴巴拉湾油田1969年1月发生井喷;1979年一艘“大西洋快车号”油轮与另一艘“艾吉思·卡普泰恩”号在特立尼达和多巴哥海域相撞,两艘油轮的 $30 \times 10^4$ 吨石油流入大海。全世界因船舶出事进入海水的石油估计每年达 $50 \times 10^4$ 吨,而全世界海底油田因开发和井喷进入海水的石油估计每年达 $100 \times 10^4$ 吨。事实上,从排入海洋的石油总量来看事故性溢油危害并不大,危害比较严重的是油船压舱水的排放。

对付海上溢油的通常做法是用围油栏、直接燃烧或喷洒消油剂。开始时人们对使用消油剂对海洋环境的影响还不清楚,后来发现消油剂的危害比原油本身还大。除事故性溢油外,海上石油污染的严重性并没有原先人们想像的那么大。原油对大多数浮游生物和自游生物影响甚微,但低沸点饱和烃和芳烃对海洋动物有直接的毒性,对海鸟和一些,如海獭等的哺乳动物也有较大的影响。值得注意的是沿海石油污染会使浅水潮下带和潮间带被油层覆盖,使那里的生物窒息死亡,这种破坏作用既快又彻底,可是要恢复过来则需要很长时间。

**生物污染:**生物污染是指人为排放的废弃物中含有可致病的细菌、病原体、病毒等。这些生物污染物可以影响海洋生物的健康生长并在它们中间通过食物链进行传播使影响面越来越广。另外,生物污染还包括某些外来动物和植物的有意或无意引进,这同样可对当地的动植物区系产生破坏性影响。有意的行为包括商业上的引种,如东方牡蛎和日本牡蛎被引进到北美太平洋沿岸,海湾扇贝、南美白对虾被引进到中国进行商业化生产等。无意引进包括压舱水中的生物以及通过商业饵料和海产品进口带来的生物。对这种生物污染对海洋生物的影响我们知道得还很有限。假若我们把在陆地生物群落上观察到的结果作为参考标准的话,这种影响是相当巨大的。如美国栗树的消失就是因为由欧洲带来的疾病引起的,欧洲兔引入澳大利亚对当地动植物区系的破坏等。

**塑料污染:**塑料没毒,但聚集在海滩、沉积物中,影响天然过程、缠住某些动物等。



**海上倾废:**海上倾废是通过船舶、航空器等向海洋处置废弃物或其他有害物质的行为,它对海洋生物群落的影响人们研究得还不多,但我们可以从某些鱼类、潜水海鸟和海洋哺乳动物的消化道中找到塑料小块得到证明。据研究这些塑料小块有可能引起动物肠道的堵塞,最要命的是这些塑料不能很快被分解。除海上倾废外,近海每年还要接纳  $550 \sim 600 \times 10^5 \text{m}^3$  的建筑垃圾。

**海水养殖业排污:**海水养殖排放的污水中有高浓度的 N、P、有机物和饲养动物的排泄物,还有活的和死的浮游生物、化学物质及抗生素等。如果养殖废水不断地不经任何处理就排到海水里去,则无论如何周围海域的污染问题将不断升级。

例如,我国虾池排水均直接进入大海,未经任何处理,对海洋环境造成污染。据统计,我国每年由虾池向外海排放的废水达  $300 \times 10^8 \text{m}^3$ 。由于饵料中氮被对虾的转化率只有 22% 左右。大量营养物质以营养盐、有机物、浮游生物等形式进入近海水域。未经处理的废水也将发病池塘的病原体(病毒、病菌、寄生虫等)微生物带到近海,使之传播开来,影响海洋水质、底质和生物的健康,造成周围海洋环境健康短期或长期的退化。

另外,在某些国家,为了进行海水养殖,砍伐红树林是常有的事。如几乎所有东南亚地区的养殖业都与当地的红树林发生冲突。在泰国,养殖业侵占了原有(1964 年)372 448 公顷红树林的 17%。

**海岸工程障碍:**某些海岸工程(港口、海堤建设、围海造田、海上疏浚等)使沿海红树林、珊瑚礁、沙丘等及原有的流场和沉积模式被破坏,这可造成某些特殊海洋生态环境遭破坏。

**内陆地区的人类活动(森林产伐、大型水利工程等):**由于过度的砍伐森林、围湖造田和大量地施用化肥等原因,造成水土流失严重、农田和裸地受到浸泡和冲刷,大量的 N、P 等营养物质通过河流进入大海,导致沿海水域富营养化程度加剧。据报道,我国水稻、小麦对氮肥的利用率平均仅为 28%~40%,约 20%~70% 的氮以硝酸盐、亚硝酸盐、氨盐等形式排入环境而损失,氮肥平均损失量约 45%。一些远离海洋的大工程也会对海洋的健康发生影响,如我国三峡工程及诸多“引黄工程”等。据报道,由于黄河水入海量的减少,导致渤海海水盐度升高,从而影响了某些海洋经济动物的繁殖。

### 三、海洋环境健康对人类活动的影响

#### (一) 对海水养殖业的影响

从长远来看,海洋天然渔业资源现在不是,将来也不会是不断增长着的世界人口的巨大食物供应基地,人类只能通过海水养殖来弥补这一不足。在科学技术的带动下,人类在海水养殖方面已取得了长足的进展,但是由于利益驱动和缺乏管

理,人类的一些活动已对海洋环境健康产生了影响,而海洋环境健康又影响了海水养殖业的发展。

养殖环境和饲养动物的疾病之间的关系是如此密切,以至于许多人认为“病是人为造出来的”。因此,如果周围海水的环境质量不好,养殖动物的健康就得不到保证,病害就会越来越多,对病害的控制就越来越困难。病毒与宿主本来是共同进化的产物并不都是致病或致死的,如果养殖环境好,即使有病源存在,也不一定出现流行病。但是如果海水水质欠佳致使环境恶化、平衡失调,使本来无害的或条件致病的病毒变成了有害或强毒的病源。

自 20 世纪 80 年代以来我国的浅海养殖业发展极快,但由于盲目发展、缺乏管理,近海水体及养殖池中富营养化、赤潮频繁发生。近年来其发展势头受阻,尤其是对虾,其产量骤减数倍之多(表 18)。1989 年河北黄骅沿海发生赤潮,造成 1 700 多公顷虾池受灾,经济损失上亿元。1998 年香港、广东海域发生了大面积赤潮灾害,造成鱼类死亡数千吨。

表 18 1991~1994 年全国养殖对虾产量

年度	1991	1992	1993	1994
产量( $\times 10^4$ 吨)	14.5	14	3	3.5

养殖废水乱排,不仅造成自身污染而且还污染了邻近海域的海水,也影响养殖业本身(失去了安全清洁的养殖用水),形成恶性循环。由于海水养殖业排出的废水一般只能在 2km 以内的水域里净化沉淀,结果是养殖场将不得不循环使用这些被污染的海水。未经处理的废水也将发病池塘的病原体(病毒、病菌、寄生虫等)微生物带到近海,使之传播开来,使其他养殖池增加感染机会。

另外,大家知道微生物、单细胞藻类是养殖生态系统的重要组成部分,对有机质和营养物质的转化起主要作用,单细胞藻类等还有抑制细菌繁殖的作用,有益微生物群落还有助于提高养殖对象的抗病能力。海水养殖中不加选择地滥用消毒剂、抗生素等同样会造成池塘微生态严重失衡,使本来就非常脆弱的养殖区生态系“雪上加霜”,从而影响到海水养殖业的持续发展。

(二) 对渔业资源的影响

渔业资源从广义上讲应包括:鱼类、软体动物、甲壳类以及海藻和海洋哺乳类动物。超过 90% 的渔业资源集中在大陆架以内的沿海,而这一地区恰恰又是受人类活动影响最大的地区。虽然迄今为止全球范围内的海洋渔获量仍在逐年增加,但增长速度正在趋缓,而且这种增长的大部分只能归功于新技术的采用和更多的投入。事实上,由于人为污染和过度捕捞,已使许多经济鱼类的数量减少、商品价



值降低(个体变小)、鱼类平均年龄下降甚至某些渔业资源的枯竭(如鳀鱼、沙丁鱼、金枪鱼、鲸鱼、海豹等),导致了某些国家的政府为了避免某些渔业资源的彻底破坏而采取季节性休渔甚至关闭某些渔场(如加拿大的纽芬兰渔场等)。然而,并不是所有的渔业资源在停止捕捞后就可以很快恢复的,如某些鲸鱼资源的枯竭要经过几个世纪才能恢复,这是因为它们的繁殖力低,而且要经过很长时间才能达到繁殖年龄。

人类活动对海洋渔业资源的影响可以是立刻的,如由于污染物的输入导致某些鱼类的死亡;也可以是长期的,如影响某些鱼类的繁殖或生长。影响可以是直接的,如直接影响鱼的卵、幼体或成鱼;或是间接的,如通过食物链的传递。

由人类活动造成的水体富营养化和赤潮的发生会使海洋低等生物的生物量增加,高等经济鱼类减少。某些赤潮生物还能产生毒素,它对一些经济鱼类是致命的。由大量赤潮生物腐烂引起的底层缺氧也可以对渔业资源产生影响(尤其是底栖生物),如鳕鱼等会避免去水体溶解氧含量低于 $2\text{mg/L}$ 的海域。此外,人类疏浚港口或水道也能破坏某些在海底进行产卵的物种的产卵行为,溢油可以影响底栖甲壳类海洋生物以及鱼的卵、幼体,海上倾废可以影响某些有商业价值的甲壳类海洋生物等。

### (三) 对人类自身的影响

海洋水体富营养化引发的赤潮会使海洋生态遭到很大程度的破坏(如生物多样性减少),对人类生存与发展来说也是一种巨大的损失,因为每失去一种物种,就等于失去了一种独特的基因库。赤潮毒素还能直接危害人类的身体健康,如1986年福建东山发生一起因食用受赤潮毒素污染的菲律宾蛤仔,造成136人中毒、1人死亡的事件。广东近年来也陆续发生食用栉江珧和翡翠贻贝的中毒事件。加拿大也曾发生过一例因食用经赤潮毒素污染的贝类而死亡的不幸事件。

被有害微生物沾污的海洋水产品对人类健康的危害已开始引起人们的关注,如人们已从某些鱼体内分离得到一些感染人类的病毒,如乙肝病毒、轮状病毒、肠道病毒等。如果人们食用生的或蒸煮不透的被病菌、寄生虫感染的海产品也能使人体受到感染,如20世纪80年代发生在上海的因食用被甲肝病毒污染的毛蚶而导致甲肝大流行的事件使人们至今记忆犹新。在被病原微生物污染的水域沐浴有可能得病,尤其对那些从外地来的、对本地的地方性病菌没有免疫能力的游客。溢油事故会影响附近海滩的美观和海滨旅游业的发展;塑料没毒,但聚集在海水、海滩中影响美观和游浴人员。

化学品的积累作用已经对一些鱼类,如箭鱼和金枪鱼产生影响,常常使这些鱼体内的化学物质超过美国食品及药物管理局规定的人体安全允许量而被禁止销售,人们在波罗的海的鲑鱼和鲱鱼体内也检出了重金属及有机污染物(表19)。一

些有毒化学品通过海洋食物链进行传递并在各种动物,最后在人类体内起作用。如日本水俣病事件:1953~1956年,日本熊本县水俣市由于排放含汞的工业废水致使水俣湾和不知火海的鱼类和贝虾类中毒,人食后受害。据报道,有中毒者 283 人,其中死亡 60 人。

表 19 波罗的海鳕鱼和鲱鱼体内重金属及有机污染物的含量

污染物	Hg	Cd	Cu	Zn	DDT 及其新 陈代谢产物	PCBs
单位	$\mu\text{g}/\text{kg}$ (湿重)				$\text{mg}/\text{kg}$ (湿重)	
鳕鱼	20~880	2~50	0.03~2.4	1.2~9.2	1~230	0.005~0.22
鲱鱼	40~90	—	0.3~1.9	3.4~32	28~3 300	0.02~2.0

养殖废水中化学物质及抗生素的浓度较高,这类存在于海水中的物质又会被各种贝类和鱼类累积在体内,在未分解前如果被人类食用是有危险的。PCBs、PAHs 及有机氯农药可以在食物链中得到富集,以至影响人体健康。尽管还没有由于食用受这些污染物污染的水产品而得病的报道,但这些污染物在某些水产品中的浓度已超过了一些国家的安全标准。海洋生物尤其是藻类能浓缩富集某些放射性核素,从而有可能使更高等的生物甚至人类本身受害。

另外,某些海岸工程等人类活动导致了海岸带侵蚀越来越严重致使海岸后退加剧,使人们不得不花费大量财力来加固海岸或干脆把原建筑物搬走;某些过去曾是大众的海鲜产品已成为书本上描述或只有少数人享用的美味;水质的破坏常常影响到人类经济合理地利用海水等等。

#### 四、对策与前景

几乎所有的人类活动都或多或少地对海洋环境健康产生影响,但是这并不等于保持海洋环境健康就必须停止人类活动才行。我们应在有充分科学依据的前提下,用好“海洋环境容量”为我们人类造福。“海洋环境容量”是指在充分利用海洋自净能力和不造成污染损害的前提下,某一特定海域所能容纳的污染物质的最大负荷量。

其实,海洋环境质量退化的根源之一就是环境质量的公共财产特性,海洋环境问题的产生归根结底就是海洋的“公共财产”所引发的问题。B. Nath 等在《环境管理》一书中指出“必须将环境因素融入税收体系、投资和技术决策过程以及外贸和发展政策的各个方面”。“部门组织追求其自身目标,而把它对其他部门的影响放在次要的地位。它们只有在被迫的情况下才考虑其他部门的利益。环境与发展之间的冲突归根于部门间责任的分离。持续发展要求克服这种分离状态。”



所以,保护海洋环境健康首先应该是政府行为,各国政府应发挥权威、宏观、综合的特点,一方面加强宏观调控,通过加强立法(如利用税收杠杆限制污染严重的企业的发展、季节性休渔、限制捕捞量、禁止滥捕、增大网眼等)、建立海洋生态保护区、对海洋/海岸进行功能区划、各行各业实行清洁生产等措施来合理开发/利用海洋,对整个大洋(而不仅仅是沿海)进行科学有效地管理;另一方面,应加强科学研究(如最近的科学研究显示有些原来的有关海洋污染的观点发生了变化,重金属、石油及放射性核素的危害比以前人们所想象的要小,而富营养化和合成有机化合物的危害越来越大),加强教育、宣传,提高国民的环境意识、海洋意识、忧患意识(地球是借来的,我们当代人在生存、发展的同时应考虑到我们子孙后代的需求)。让全世界人民都意识到海洋是我们共同的财富,是我们共同的“宝贝”,我们都应悉心照料她,而不能把她当作公共的垃圾场!

其次,当我们开展任何与海洋有关的项目时必须优先考虑其长远利益、社会利益,考虑它对海洋环境健康的影响。我们的决策部门应摆正发展与海洋环境保护之间的关系,摆正今天人类的需要与明天人类的需要之间的关系。保护海洋环境健康还应把重点放在预防上,因为恢复被破坏的海洋环境的费用往往是预防的数十倍,而且某些环境的破坏是不可逆的。我们必须改变原有的不合理的生产、生活方式,以求达到人与自然的最佳统一。我们必须强调控制人口增长的重要性,现在全球每年新增  $80 \times 10^6$  的人口,这  $80 \times 10^6$  人都需要住房、吃饭、保持健康及就业等等,会对地球、对海洋环境造成多么巨大的负担是可想而知的。

最后,我们必须强调国际合作的必要性:由于世界上的海洋都是相通的,海水又在不断地流动(公共财产问题),某个国家或地区单独采取的保护行动往往很难享受到应有的回报。因此,保护海洋必须开展国际合作、制定国际公约。

保护海洋环境健康不单单是生活在沿海的人们的责任,事实上,我们每个人都有责任为保护我们的海洋环境做贡献。我们应教育孩子从小就养成良好的环境卫生习惯,不乱丢废弃物。要知道我们丢弃的废弃物总是有一部分最终要进入我们可爱的大海的。我们要节约任何资源,节约就等于少使用资源,而任何资源在生产、运输、消费等过程中也都会产生各类废弃物的。试想如果我们的子孙后代只能从标本、化石或照片上看到某些海洋生物,那该是多么的不幸啊!这将是我们这代人的罪过。

值得庆幸的是我们人类在保护海洋健康方面已迈出了可喜的一步。1992 年在巴西里约热内卢召开了“联合国环境与发展会议”,并通过了《21 世纪议程》,把海洋资源的可持续开发与保护作为重要的行动纲领之一。1998 年被联合国教科文组织确定为“国际海洋年”。中国政府同样相当重视海洋环境的保护,《中华人民共和国海洋环境保护法》于 1982 年 8 月 23 日通过,自 1983 年 3 月 1 日起生效。在《中国海洋 21 世纪议程》中,将 21 世纪海洋发展的战略目标定为:“建设良性的海洋生态系统,形成科学合理的海洋开发体系,促进海洋经济持续发展”。

海洋环境科学的研究结果还显示,如果人类适当地保护海洋,海洋环境是可以得到有效保护的。如美国、前苏联、日本和加拿大于 1911 年国际海狗条约成功地达到了控制海狗数量和进行稳定生产的目的;纽芬兰渔场渔业资源的恢复;二次世界大战中的北海某些经济鱼类资源的恢复;由于限制捕捞量使西北大西洋海豹数量的增加;日本濑户内海的生态环境得到改善等等。同样由于限制使用 DDT 和 PCBs 等,这些化合物在某些海区的生物中的含量已经开始下降。

应该指出的是到目前为止,可以说所有已出台的环境管理法规也好、政策也好、国际公约也好都是以人为中心的,而这事实上并不合理,我们人类并不是自然界的中心,而只不过是自然界的一部分。只有把人类作为自然界的组成部分而不是主宰一切的万物之尊,我们才有可能制定出真正符合人类及整个地球持续发展的环境管理法规、政策和国际公约。

### 主要参考文献

- 《中国大百科全书》. 1987. 大气科学、海洋科学、水文科学卷. 中国大百科全书出版社, pp. 923
- Nath B. 等著, 吕永龙等译. 1996. 环境管理, 第一卷, pp. 349
- 王如才, 王昭萍, 张建中. 1993. 海水贝类养殖学. 青岛海洋大学出版社, 青岛: 397
- 邓景耀, 康无德, 朱金声. 1983. 渤海秋汛对虾标志放流试验. 海洋学报. 5(1): 11~91
- 卢继武, 罗秉征, 兰永伦等. 1995. 中国近海渔业资源结构特点及演替的研究. 海洋科学集刊, 36: 195~211
- 宁修仁, 刘子琳, 史君贤. 1995. 渤、黄、东海初级生产力和潜在渔业生产量的评估. 海洋学报, 17(3): 72~84
- 刘瑞玉. 1963. 黄、东海虾类动物地理学研究. 海洋与湖沼. 5(3): 230~244
- 杨纪明. 1993. 海洋渔业资源与技术政策建议. 见中国科学技术蓝皮书, 第 9 号——海洋技术政策. 海洋出版社, 285
- 杨德渐, 王永良, 马绣同等. 1996. 中国北部海洋无脊椎动物. 高等教育出版社. 北京: 538
- 张福绥, 何义朝, 刘祥生等. 1986. 海湾扇贝 (*Argopecten irradians*) 引种、育苗及试养. 海洋与湖沼, 17(5): 367~374
- 林景祺. 1996. 海洋渔业资源导论. 海洋出版社. 北京: 166
- 罗秉征. 1992. 中国近海鱼类生活史型与生态学参数地理变异. 海洋与湖沼. 23(1): 63~73
- 崔玉珩. 1994. 人工养虾池生态系结构特点及其控制对策. 海洋科学. (2): 64~65
- 曾呈奎, 周海鹏, 李本川. 1992. 中国海洋科学研究及开发. 青岛出版社. 青岛: 782
- 曾呈奎等主编. 1992. 《中国海洋科学研究及开发》. 青岛出版社, pp. 782
- GESAMP. 1982. The Review of the Health of the Oceans. Reports and Studies, No. 15, UNESCO, pp. 108
- 李凡, 张秀荣. 2000. 人类活动对海洋大环境的影响和保护策略. 海洋环境保护工作通讯, 第二期: 16~18
- 李桂香. 1991. 海洋生物资源开发中高新技术研究. 海洋与海岸带开发. No. 4: 45~48



## 第七章 新世纪的海洋生物学发展趋势

### 一、世纪之交海洋生物学发展面临的机遇与挑战

人口、资源、环境三大问题的严峻挑战,迫使人们将更多的注意力由陆地转向人类在地球上生存发展的最大空间——蓝色的海洋。开发、利用和保护海洋已成为当今世界上一股强劲的潮流。1990年第45届联合国大会作出决议,敦促世界各国把开发利用海洋列入国家的发展战略,1992年的世界环发大会在制定21世纪行动议程时,再次强调了海洋的地位与作用,明确指出海洋是全球生命支持系统的一个基本组成部分,是一种有助于人类可持续发展的重要财富。1994年11月16日《联合国海洋法公约》正式生效,我国已批准该公约。同年联合国49届大会通过决议,将1998年作为国际海洋年。

民以食为天。开发利用海洋资源的首选目标就是向大海要食品、要优良蛋白和精细化工产品。在浩瀚的海洋与广阔的滩涂开展生物资源的增养殖和深加工,正在和必将形成潜力巨大、意义非凡的21世纪的“蓝色农业”。

海洋在造就地球生命中起了重要作用,海洋至今生存着地球上大多数的生物种类,保护海洋生物多样性就是保护人类自己。

中国海洋生物学面临着发展的大好机遇,有远见卓识的志士仁人都清醒地认识到这一点。在“八五”~“九五”期间,国家加大投资,安排了涉及海洋生物学的研究项目,择其要者如下:国家重大基础研究项目攀登(B)计划“海水增养殖生物优良种质与抗病力的基础研究”(1994~1999);国家863海洋领域海洋生物技术主题(1997~2000);国家九五攻关项目“海水资源综合利用关键技术研究”和“海岸带资源环境利用关键技术研究”(1996~2000);国家自然科学基金重大项目“渤海生态动力学与生物资源持续利用”和“中国沿海典型增养殖区有害赤潮发生动力学及其防治机理研究”(1996~2000);国家科研专项“南沙群岛及其邻近海区综合科学考察”和我国海洋经济专属区和大陆架勘测专项中有关渔业资源调查项目等。

必须看到,整个人类对于海洋科学的认识还非常肤浅,21世纪海洋生物学发展面对着严峻挑战。主要表现在:

(1) 开发利用海洋生物资源的巨大需求与现有的薄弱的海洋生物学基础研究形成强烈反差。比如中国对虾养殖业的产量曾居世界第一,辉煌一时;由于有关病害的基础研究远远滞后,面对1993年“突如其来”的严重病害,科研和生产人员束手无措,对虾养殖连续四年大幅度减产,损失巨大,对此至今还深感棘手。

(2) 人类活动造成了海洋环境的恶化和海洋生物多样性的锐减,遏制这种势头,十分紧迫,但认识其规律,采取科学对策既十分复杂又需时日。如“温室效应”、臭氧空洞的形成与人类活动紧密相关,它们将给海洋生态系统和生物多样性带来难以逆转的影响,毫无疑问应及时了解其产生特征和规律,以便加以控制,然而这并非易事。

(3) 与陆地生物科学相比,海洋生物学研究不仅起步晚,而且面临的任务更为艰巨。一是困难大,常言“九天揽月,五洋捉鳖”,是说深海采集生物其难度堪与登月探险相比;二是海洋中的未知领域、未知物种远比陆地上多得多。

## 二、海洋生物学科发展的若干前沿

### (一) 海洋生态

形形色色的海洋有机体在变化无穷的海洋环境中起源、生存和演变。特定环境下(如潮间带、河口、海面、海底等)的同一种生物构成种群,而不同种的生物组成了生物群落;生物群落和它周围的环境形成了生态系统;因物理边界各不相同,巨大的海洋有着各式各样的生态系统。海洋生态学研究海洋有机体及其周围环境的相互作用以及这些相互作用对有机体的分布、丰度带来的效应。换言之,海洋生态学家研究海洋生物的分布、丰度和造成这些不同分布特征模式的机制。

海洋生态学引起了科学家越来越多的关注,海洋生物资源与海洋环境多数问题都与海洋生态系统密切相关,生态学家从整体、系统、动态的观点来观察与分析海洋生物与海洋环境的关系。

国际许多科学组织,如环境问题委员会(SCOPE)、海洋研究科学委员会(SCOR)、政府间海洋委员会(IOC)等都制定与实施了一系列与海洋生态学有关的国际性研究计划,例如,与生物资源有关的海洋科学研究(Ocean Science and Living Resources, OSLR)、海岸带陆海相互作用研究(Land-Ocean Interaction in the Coastal Zone, LOICZ)和大海洋生态系统研究(Large Marine Ecosystems, LME)等。OSLR研究得到IOC和联合国粮农组织(FAO)的支持,除有害藻华研究(Harmful Algal Blooms, HAB)和全球海洋生态系统动力学研究(Global Ocean Ecosystem Dynamics, GLOBEC)外,不少国家还联合开展了国际补充计划(International Recruitment Programme, IREP),其中包括了对虾补充的研究计划(Penaeid Recruitment Project, PREP)和沙丁鱼/鲱鱼补充研究(Sardine/Anchovy Recruitment Project, SARP)。

1997年7月巴黎召开的IOC十九届大会上,有害藻华工作委员会强调,HAB是OSLR中最重要的项目之一,指出要把促进对有害藻类的生态学和海洋学的科学了解,加强长期观测和减轻有害藻类的影响作为优先研究内容。有害藻华可能



引起水质败坏;也可能造成养殖鱼、虾、贝的大量死亡,如日本濑户内海 1972 年有害鞭毛藻形成藻华,给当地养殖的黄条鲷带来了 5 亿美元的经济损失;还有可能通过食物链给人类造成伤亡。有害藻华近十年来在频率、强度和地理分布上均有很大的增长,理所当然地引起人们的关心和警觉。HAB 作为一个特殊领域首次于 1974 年在美国波士顿召开了国际第一次学术讨论会,到 20 世纪 80 年代末,几乎每年要召开一次国际会议。在 1989 年召开的国际有害海洋浮游生物学术讨论会上,科学家们达成共识:“人类某些活动可能导致了藻华的密度和全球分布上的变化”,会议建议“为评估藻华在全球范围的扩展和人类活动对于这种自然现象的影响,应积极开展国际研究。”自此,国际性研究很快在各地开展,实施了不少多边或双边的国际合作。1997 年 6 月,在西班牙召开的第八届国际有害藻类学术会上,将有害藻类事件的生态学与海洋学、分类学、毒素、有毒害的藻类事件的管理和药理学与流行病学研究等五个问题作为讨论的主题。我国积极参与了国际合作研究,同时也组织了具有特色的研究。九五期间,国家自然科学基金委员会组织资助了重大项目“中国沿海典型增殖区有害赤潮发生动力学及其防治机理研究”(1996~2000),研究已取得了重要进展。

GLOBEC 的国际计划由海洋研究科学委员会和国际地质-生物圈计划(SCOR/IGBP)核心项目计划委员会 1994 年拟就,次年获得批准。目标是:①更好地多层面了解驱动海洋生态系大尺度变化的物理环境过程;②确定各类具有全球海洋生态系统典型组分的大洋系统中结构与动力学之间的关系,特别注重食物链中营养动力学途径营养质量的作用和变异性;③利用与适当的观测系统相连的物理、生物和化学耦合模式来确定全球变化对生物群体动态过程的影响,发展对未来的预测能力;④借助确定和量化反馈机制来决定变化中的海洋生态系统如何影响整个地球系统。

浮游生物连续记录仪(Continuous Plankton Recorder, CPR)是英国海洋生物学家埃里斯特·哈迪于 1930 年首先倡导、创制应用于海上浮游生物连续调查的。它可以利用各种商业船只在世界各大洋走航,连续获得大尺度的 150 种浮游植物和 200 种浮游动物的分布与丰度的资料。60 多年来,几经改进,日趋完善,到 1995 年年底,世界上用 CPR 走航 4 百万海里,取得 17 万份样品,这是世界海洋科学界中获得的少有的宝贵的长时间序列海洋生物资料。在 1997 年 IOC 大会上再次被推荐用于国际全球海洋观测(GOOS)和 GLOBEC 以及 LME 等项目中。

## (二) 海洋生物多样性

作为地球生命的摇篮,加上它的广阔无垠,海洋是全球生物多样性的巨大储存库,陆生动物的门类仅为海生动物门类的七分之一。其中棘皮动物门、栉水母门、须腕动物门、毛颚动物门、半索动物门等都是海洋中独有的。由于海域广阔,我国

海洋生物多样性十分丰富,有记录的近海生物物种约 2 万种,鱼类就有 3 000 种,浅海和滩涂生物资源 2 257 种。由于地域特点,我国的海洋生物其多样性又具有相对独立性和封闭性。

1992 年在巴西召开的联合国环发大会上,世界各国共同签署了“联合国生物多样性公约”,海洋生物多样性与陆地上的生物多样性的研究一样,理所当然地受到国际大家庭的重视。专家们认为,生物多样性研究共分四个层次:基因多样性、物种多样性、生态系统多样性和景观多样性。1995 年 IOC 和美国海洋与大气管理局(NOAA)专门顾问委员会发表了海洋生物多样性的咨询结果,强调:①对于海洋生物多样性研究有着根本不同于陆地生物多样性研究的方法需求;②应当教育公众,使他们明白海洋生物多样性对海洋资源持续利用的价值;③监测海洋生物多样性和生态系统条件的变化非常重要;④开展国家规模的生物多样性调查,需要就适宜和相关的资料管理以及培训计划征求意见;⑤关注由于开采海床资源对于深海生物多样性造成的影响;⑥资金和人员的短缺造成博物馆和科研机构的生物标本采集减少;⑦海洋生物分类专家的匮乏,尤其是在发展中国家;有必要更新分类的专门知识和建立准分类学家(Para-taxonomists)队伍以便对生物多样性作快速的评估;⑧物种和栖境包括完整景观的保护十分重要。

当前国际社会对海洋和海岸带生物多样性的保护和持续利用予以了特别的关注。例如国际生物水产资源管理中心(ICLARM)当前实施的重大项目之一就是“生物多样性与遗传资源”,项目研究目标一是加强非洲、加勒比和太平洋地区发展中国家渔业和生物多样性的管理,并进一步发展鱼类生物数据库(FishBase);二是开展海岸带鱼类多样性的研究,项目选择西非沿海泻湖和河道中的罗非鱼类资源在水产养殖及渔业中的保护与持续利用作为个例,重点研究生物遗传多样性。

特别引人注目的是,科学家近年来利用现代信息技术,开发和建立了多种多样的生物数据库。除上面提到的 FishBase 光盘外,在荷兰政府和 UNESCO 的支持下,在阿姆斯特丹大学建立了一个世界分类鉴定的专家中心(ETI, Expert Center for Taxonomic Identification),目前 ETI 已向世界推出十多张光盘,包括世界海洋哺乳动物、海洋龙虾、北澳大利亚海参和大西洋东北和地中海鱼类等专题光盘。利用多媒体技术,人们可以迅速、方便地查阅、检索到各种生物的分类地位、特征、地理分布,看到形像逼真、色彩鲜明的形态图片,光盘中还记录了部分生物的运动过程和发出的声音。

### (三) 现代海洋渔业

海洋鱼类是人类开发利用的重要资源。世界海洋捕捞产量从 20 世纪 50 年代的 2 千万吨逐年上升,到 20 世纪 80 年代中期达到 8 千万吨,近十年来,基本处于停滞状态,在上述水平上徘徊。现代渔业科学的任务既要为提高产量,降低成本服



务,更得考虑渔业资源的最大持续利用(maximum sustainable use, MSU)。

渔业资源的补充(recruitment)过程是鱼类等再生的重要过程,它不仅由鱼类自身生物特性决定,而且与变化万千的海洋环境密切相关,补充的过程被科学家认为是最有挑战性的课题之一。国际补充计划(International Recruitment Programme, IREP)就是 FAO 与 IOC 在 20 世纪 80 年代末支持的项目。其中的 PREP 计划涉及到西太平洋海域的对虾补充规律的研究,该海域的澳大利亚、泰国、菲律宾等 6 国参加了共同研究,我国也参与了其中的研究。又如中国科学院在“七五”、“八五”期间对举世瞩目的三峡工程、对长江沿线生态环境与资源影响的预测研究中,涉及到对长江口地区包括中华绒螯蟹等重要渔业资源的影响预测,科学家们对历史统计资料和现场调查得到的生物资源、生物补充的特定生物过程与径流、海洋动力学、气候等数据,综合分析得出了合乎科学的结论。

#### (四) 蓝色农业

人们认识到,海洋渔业资源并非取之不尽、用之不竭,但是完全可能通过人工增养殖,开发利用海洋国土,来生产更多更好的水产品。近十年来,国际上水产养殖年平均增长速度超过 9%。我国曾呈奎先生率先提出了“海洋水产应适时走农牧化道路”的设想。全国上下,共同努力,海水增养殖得到高速发展,1979 年海水养殖产量还不到 42 万吨,而 1995 年达到 412 万吨。迅速发展起来的、产量居世界第一的我国海水养殖业,仅仅是 21 世纪“蓝色农业”的雏形,我国还有 3 千万亩滩涂和 2.36 亿亩的浅海可以耕田牧海,何况目前还面临良种缺乏,病害严重和养殖环境恶化三大难题。增养殖的高速发展为我国提供了大量优良蛋白,但其盲目无序的开发又造成了严重的沿岸海水污染,导致病害蔓延,反过来制约了蓝色农业的健康发展。显然我们要对有别于陆上农作物和畜禽的海洋鱼、虾、贝、藻的生物学有完整和透彻的了解;对提供鱼、虾、贝、藻生存、繁殖的特定海洋与滩涂环境,尤其是人工增养殖对象与其环境之间相互依存,相互作用的规律有明确清晰的认识。开展基础研究,从生物个体到细胞、分子水平和宏观的生态系统不同层次去深入探讨农牧化的基本原理,了解当前海水养殖产业存在问题和产生的原因以及认识其规律是非常必要的。与此同时不断研究开发和应用遗传育种、病害防治和海洋增养殖现代工程的种种关键技术,以增进人类保护资源与环境的能力和调控海洋生产力的手段,才能促进蓝色农业快速健康持续地向前发展。

#### (五) 实验海洋生物学

实验海洋生物学以目标海洋生物为材料,利用各种技术与方法,按照科学家的思路和设想,在野外天然环境或实验室模拟环境下进行试验,以求了解生物群体、

个体、组织、细胞乃至分子等不同水平上的生命过程的本质、形式、特征和规律;或者通过实验对科学家提出的假说进行证实或证伪。显然,实验海洋生物学研究与海上生物考察是海洋生物学研究中相互补充、不可或缺的两个重要手段。现代遗传学、分子生物学、细胞免疫学、生物物理、生物化学和养殖工程学等学科的快速发展和试验分析、测试手段的不断更新,极大地提高科学家认识海洋生物及其生命过程的能力。实验海洋生物学早已摆脱了传统的依赖显微镜、试管、烧杯等简单工具,基本上对生物进行描述的初级阶段,已经和正在成为海洋生物学研究发展的热点和前沿。目前世界上涉及实验海洋生物学的期刊已不下一百种,实验海洋生物学研究成果源源不断地被报道。

国际生物联合会(IUBS)发起的水产养殖生殖生物学计划(Reproductive Biology in Aquaculture RAB)于1992年得到IUBS大会批准,它是IUBS所提倡的仅次于海洋生物多样性研究计划的另一个国际生物学界的大计划。该计划的目标是:①控制生殖系统的发育、生长、分化和成熟;②了解和控制配子(精子或卵子)的发生、配子的生理过程、受精和胚胎早期发育过程;③开发和改进针对水产养殖对象的杂交、多倍化、克隆和遗传操作。RBA项目下面又分为三个子项目:生殖生理学、配子生理学、细胞遗传学和遗传操作。

## (六) 海洋生物技术

与实验海洋生物学密切相连的是海洋生物技术。它是利用海洋生物或其组分,生产有用的生物产品以及定向改良海洋生物遗传特性的综合性科学技术。国际海洋生物技术开始于20世纪80年代,目前正方兴未艾。

### 1. 海洋生物技术是21世纪的一场竞赛

美国基础科学委员会与美国科学技术委员会联合编写的报告《21世纪的生物技术:新地平线》中,列举了农业、环境生物技术、制造与生物加工和海洋生物技术与水产养殖四个优先发展的重点领域。美国国家科学基金委员会提出:“伴随着在海洋生物和生态系统中的生物技术、分子和细胞生物学等现代工具的深入应用,海洋科学的革命已经开始。预期这是一种根本性的变革,在速度上是按几何级数增长的,在科学和经济意义上是史无前例的。十年内,不仅在创新知识的数量,还是在洞察海洋中长期悬而未决的基础性重大科学问题上将取得重要进展。”

海洋生物技术问世约20年,取得了长足进展,显示了强盛的生命力和十分诱人的前景。美国是率先研究与开发这一领域的国家,自20世纪80年代初,美国政府就联合大学、研究机构和企业集团组织运作了著名的海洋基金项目(Sea Grant Program),一直不断地以每年4000万美元左右的强度予以投入,使美国在总体上取得和维持了国际海洋生物技术领域中的领先地位。日本政府认识到:“海洋生物



技术是目前尚存的最重要的技术与产业前沿”,便急起直追,投以重资,在近十年内,每年投入 9~10 亿美元在海洋生物技术的研究与开发上。日本通产省另外投资专款 2 亿美元支持创建了两个国家海洋生物技术中心。在很短时间中,日本取得了突破性进展,已对美国的霸主地位构成严重威胁,尤其在海洋微生物技术领域已经超过了美国。

世界沿海各国都认识到海洋生物技术在开发和利用海洋生物资源中的重要作用,纷纷加大投资研究和开发海洋生物技术。各国科学家于 1997 年在意大利召开第四次国际海洋生物技术大会后,2000 年 10 月又将在澳大利亚召开新一届的学术大会。中国政府也审时度势,非常及时地于 1996 年正式批准实施了国家海洋 863 高技术计划,标志着我国海洋生物技术走向新的阶段。

## 2. 跨越 21 世纪的海洋科学分子学前沿

世纪之交的海洋科学分子学前沿主要包括分子遗传学、生物有机化学和药理学、免疫学和病害学、内分泌和发育与生殖生物学以及环境和进化生物学。

(1) 分子遗传学 海洋遗传学的知识可以帮助我们了解生物体的遗传与变异的特征和规律,同时也能了解生理、疾病、生态适应性等信息。在种群鉴定,种质保存,特别在遗传育种方面都具有重要作用。DNA 的检测已经证明鱼和贝类包括许多适应不同环境的品系,这就暗示我们可以通过基因工程的方法来提高某个品系的存活率和产量,选育出适宜大面积推广养殖的新品种。

继国际人类基因组计划以及国际重要作物和畜禽基因作图计划陆续开展以来,国际水产动物遗传基因作图计划也应运而生。大马哈鱼、对虾、牡蛎、鲑鱼和罗非鱼成为研究的主要对象。

日本海洋与技术中心(JAMSTEC)从 1998 年 5 月到 1999 年 7 月完成了 *Bacillus halodurans* 这种深海分离的嗜碱菌的全部基因组测序工作,该基因组达 4.25Mb。从该细菌中已筛选分离出包括蛋白酶、纤维素酶和麦芽糖酶等多种耐碱性工业用酶。

在水产养殖中,提高养殖对象生长速度和抗逆性,一直是科学家追求的目标。我国朱作言先生在世界上率先开展了水产动物的转基因工作,近 20 年来以来鱼类转生长激素基因的研究取得了长足进步。生活在寒带的鱼可以产生一种奇妙的抗冻蛋白,加拿大的丘才良先生和其同事将这种自然抗冻基因分离出来并通过转基因的方法转到海洋生物体,从而提高寒冷环境下生物的生长率和存活率。

海底火山附近的生物有耐高温、高压的特性,人们运用分子基因方法克隆耐高温、高压的基因并研究压力和温度的调控在基因中的表达机制。日本 JAMSTEC 从玛利亚纳海沟分离的新耐高压细菌,这种细菌具有压力调节基因。

DNA 芯片是集分子生物学、遗传学、生物信息学和精密仪器工艺学于一体的高科技产品,它必将在海洋生物技术领域中发挥十分重要的作用,科学家们把它誉

为“芯片上的实验室”。

(2) 生物有机化学和药理学 随着从陆地上植物和微生物发现的真正的新化合物数量日益减少,海洋天然产物化学家们揭示:几乎所有阶元的海洋生物都具有广泛的独特分子结构。药物学家、生理学家和生物化学家已经证明海洋生物独特结构的各种分子构成了整个生命体系的基本框架,这意味着海洋生物在医药和化学工业新产品开发领域具有广阔的前景。不同物种的海洋生物会产生一些化合物,来保护自身被捕食、被感染或有利于生存竞争。科学家证明这些化合物不少可以应用在农业和医学上。确定这些化合物产生的代谢途径和查明控制生产过程的环境或生理激发器,可以帮助人们开发规模生产这些化合物的技术。运用计算机可以构建和改造来源于海洋生物的某些分子,通过基因技术就可以大量开发生产许多稀有药物。

科学家们从鲨鱼中提取的一种物质可以通过切断肿瘤血液的供应来抑制肿瘤的生长。从海绵和海藻中提取的某些物质在止疼、消炎、降低血压、降低血脂等方面都具有独特的药效。另外研究发现许多生命活性物质都来源于海洋细菌。

(3) 免疫学和病理学 生活在海洋环境中的形形色色动植物随时面对病害、寄生虫和组织病变(如癌变)的威胁。疾病所造成的生态和经济损失是巨大的,我国和世界养虾业被病毒感染造成严重损失就是令人感到切肤之痛的生动例子。越来越多的研究证明,在多数生态系统中大量存在的水生病毒在控制细菌和藻类种群过程中,起着重要作用。病毒感染可以影响海洋生产力过程和营养盐的循环,也可以影响浮游生物的多样性和丰度。

在这一领域中,科学家们正在发展基因探针或免疫化学试剂开展对海洋生物疾病的诊断;创建鱼和贝的细胞培养体系来支持对疾病的分子基础研究;运用DNA重组技术开发疫苗;运用分子探针来评估环境体系对生物体的影响,研究生物体和环境之间相互关系。又如美国为了控制对虾病害,大规模建立健康对虾养殖系统,实施病毒性疾病监控,培育高度健康、优质、无特定病毒病原(Specific Pathogens Free, SPF)的虾苗。

(4) 内分泌学、发育与生殖生物学 海洋生物的繁殖、发育和生长都是在一系列激素调节下进行的。这些激素是生物内分泌系统通过整合来自配子和环境的信息后产生的。研究神经内分泌系统在调节生长与发育过程中的中心作用,可以启发人们开发切实有效的繁育技术,来发展名特珍优水产品的生产。目前,越来越多的增殖殖生物在人工条件下繁殖成功就是很好的例子。

结合内分泌学和分子生物学的知识,也可以利用激素来提高养殖对象的产量。如克隆重要鱼类的激素和促生长因子的基因,通过转基因的方法培育快速生长品系。人工转基因鲤鱼和鲇鱼的生长速度比对照组快 50%。科学家还通过确定鮑和牡蛎产卵和附着的控制因子,大力发展经济贝类育苗的商业化。

许多海洋生物在发育过程中都要经历一个高死亡率的危险期,与这一时期相



关的许多因子到目前为止还不十分清楚,如果能够攻克这一难关,不少重要养殖对象的育苗、养成技术将会大大改进。

(5) 环境和进化生物学 海洋生物技术和计算机技术一样被认为是具有解决复杂科学问题能力的技术,它可以帮助我们了解海洋生态系统的变化乃至全球变化的一些问题。这些问题包括海洋生物的分布、特化、补充和搬迁,以及它们的进化、适应、相互作用和生产力的阐述。例如某些海洋微生物在实验室不能培养,但它们在生化要素的循环和运输中起着非常重要的作用。我们就可以运用单克隆抗体等生物技术手段来研究这些微生物体细胞和其内的活动过程。

海洋生物中的共生关系,给人们以深刻启迪。从太阳能直接获得动物蛋白,并非幻想。热带海洋中绿色的牛——砗磲,依靠其共生的虫黄藻利用阳光产生的营养物质为生,生产出高营养价值的动物蛋白。利用分子生物学可以更深刻了解和认识其代谢途径。又如澳大利亚科学家发现珊瑚的螅状体中含有大量内共生的虫黄藻,它们很可能与珊瑚抗热带浅海强烈紫外线(UV)有密切关系。在热带珊瑚礁由于赤道上空臭氧层较薄,加上热带浅海的高透明度,UV强度远远超过一般海洋,可贯穿20m水深。澳大利亚科学家们从珊瑚中分离出“S-320”物质,具有很好的抗UV能力。

### 3. 海洋生物技术的应用

海洋生物技术主要应用于海水养殖、水产品的安全和人体健康、环境的生物修复、生物膜和防腐蚀以及生物材料和生物制作五个领域。

(1) 水产养殖 传统的水产养殖是指在水中开展的鱼、虾、贝、藻的生产。现代水产养殖是在人工控制环境下水生生物的生长。这里所指的环境,可以是生物反应器、开放或密封的跑道、池塘或自然水体。养殖的目的是为了生产具有重要经济价值的商品,不仅包括鱼、虾、贝、藻,而且包括药材、食物添加剂、特定元素富集化合物、多聚体、可替代石油的脂类和食品等。当然,目前的重点还是生产更多更健康的海洋食物和优良动物蛋白。除需要更多更好的养殖对象能在人工条件下完成其生活史外,养殖对象的生产性状和品质的遗传改良也十分重要。

近来,特种养殖对象的研究受到重视,如日本利用微藻固定和吸收二氧化碳,一方面生产生物材料,一方面可控制空间二氧化碳的增加,减少温室效应。日本发现的 *Chlorococcum littorale* 可在高达20%的CO<sub>2</sub>条件下很好地生长。日本海洋生物技术研究所(MBI)种质库收藏保存了3845种菌株,JAMSTEC收藏保存了3000种深海的菌株(最深来自11000m的玛利亚纳海沟)。

(2) 水产品的安全和人体健康 海洋生物,如鱼类和贝类是人类解决吃饱问题的重要源泉,同时也存在着不少危险因素,如贝毒、藻毒,以及人类对海洋造成人为污染。近年来食用海洋食品中毒事件屡见不鲜,海洋食品的安全性问题逐渐成为全世界关注的焦点。运用生物技术可以对鱼、贝进行检测,研究毒性物质的代

谢途径,并最终转化为无毒物质。

科学家运用分子技术阐明海洋生物有毒物质的形成途径,分析这些物质的化学特性,确定产生这些有毒物质的基因。他们还发展酶联免疫技术、免疫荧光技术、单克隆抗体技术及 DNA 探针技术对鱼、贝的病毒和细菌进行检测。

(3) 环境的生物修复 海洋生物具有降解天然和人造物质的能力。事实上,在现代化的污物处理场有很大一部分是靠细菌的代谢来处理废物的。很多工业有毒物质都可以通过选择合适的微生物来降解为无毒物质。

通过生物技术确定负责降解的基因,并加强它对某种特定物质降解的功能。开发有针对性的海洋生物,这一工作蕴藏着巨大的市场潜力。日本从 1945m 深海底泥分离的可降解油类的细菌。在以色列,从海洋细菌分离出一种用于石油工业的新型石油乳化剂,其产品远销包括美国在内的十几个国家。科学家们发现许多海洋细菌的生物修复的“高招”,如有以硫化物或苯类作为食物的本事,可以用来降解令人棘手的污染物。

(4) 生物膜与防腐蚀 污损生物和海水腐蚀是降低船舶营运效力、破坏海洋设施和建筑乃至影响海军国防能力的两个主要因素。迫切需要从分子水平发展控制这两个过程的方法。这就需要我们深刻理解生物体附着的机制、生物膜生长的过程以及此过程影响生物附着和电化学腐蚀的机制。

这方面的例子有:科学家发现牡蛎贝壳上的有机基质可以防止污损生物的附着。生物膜两种相近的污损生物有相互抑制生长的作用,这启示人们可以从其中一种的体内提取这种基因,作用于另一种污损生物,从而起到抑制其生长的作用。

(5) 生物材料与生物加工 海洋生物可以合成大量的具有生物活性的化学物质,如蛋白质、酶、多糖和脂类等。这些物质对人类的健康和生命活动都是必需的。科学家目前的工作大多集中在对这些自然产物的鉴定、分离、纯化等初步研究上,今后,生物合成而不是从生物体中提取这些物质,可能更具有经济前景:如模仿叶绿体人工构建一个能量转换系统和自然产物的加工厂。







S0003970

S0003970

科学家运用分子技术阐明海洋生物有毒物质的形成途径,分析这些物质的化学结构,明确产生这些有毒物质的原因。他们还运用酶联免疫技术、免疫荧光技术、微量免疫技术以及 DNA 探针技术,对病毒和细菌进行检测。

(3) 环境生物修复。海洋生物具有降解天然和人造物质的能力。事实上,在现代化的废物处理场中很大一部分是依靠菌的代谢来处理废物的。很多工业有毒物质都可以通过选择适合的微生物来降解为无毒物质。

通过生物技术确定负责降解的基因,并加强它对某种特定物质降解的功时,开发有针对性的海洋生物,这一工作蕴藏着巨大的市场潜力。日本从 1945 年深海底栖分内的可降解碳源的细菌。在以色列,从海洋细菌分离出一种用于石油工业的降解石油基燃料,其产油地包括美国在内的十几个国家。科学家们发现许多海洋细菌的生物修复剂“酶”,如可以氧化油或苯类作为食物的水基,可以用来降解令人棘手的水污染。

(4) 生物防治与增殖。海洋生物和海水富集是降低船舶污染能力,破坏海洋设施和增殖力重要因素。海洋生物防治的两个主要因素。迫切需求从分子水平开发控制这两个过程的方法。这要求我们探明理解生物体附着机制、生物膜生长的过程以及此过程影响生物附着和化学变化的机制。

这方面的例子有,科学家发现牡蛎壳上的有机基团可以防止污损生物的附着。生物膜两种相近的污损生物有相互抑制生长的作用,这提示人们可以从其中一种的体内提取这种基因,作用于另一种污损生物,从而起到抑制其生长的作用。

(5) 生物资源与生物加工。海洋生物可以合成大量的具有生物活性的化学物质,如蛋白质、酶、多糖和脂类等。这些物质对人类的健康和生命活动都是必需的。科学家目前的工作大多集中在对这些生物产物的鉴定、分离、纯化等初步研究上,今后,生物合成而不是从生物体中萃取这些物质,可能更具有经济前景。如能仿射整体人工构建一个能量转换系统和自然产物的加工厂。



国际交换来源	
收到日期	2005.10
外币价	
人民币价	39.00元

Q-1183.0101

生命科学编辑部

联系电话: 010-64012501

<http://www.lifescience.com.cn>

e-mail: [info@lifescience.com.cn](mailto:info@lifescience.com.cn)

生 命 科 学 专 论

海 洋 生 物 学

ISBN 7-03-010512-5



9 787030 105127 >

ISBN 7-03-010512-5

定价: 39.00元